Aus den Zoologischen Instituten der Technischen Hochschule Stuttgart
und der Universität Tübingen

Über die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

einer

hohen naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von

Karl Amma

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1911

Von der Fakultät angenommen am 19. November 1910.

Sonderabdruck aus dem »Archiv für Zellforschung«. Bd. VI. H. 4.

Einleitung.

Es ist bis jetzt eine ganze Reihe von Beobachtungen bekannt geworden, wonach bei vielen Tieren, und zwar sowohl bei Wirbeltieren als auch bei Wirbellosen, in sehr frühen Entwicklungsstadien eine besondere Primitivanlage der Geschlechtsorgane vorhanden ist.

In allen derartigen Fällen tritt uns eine solche Primitivanlage in Gestalt von zwei oder auch mehreren Zellen, den »Urgeschlechtszellen«, entgegen, welche sich durch ihre jeweils ganz bestimmte Lage im Embryo, durch ihre Größe, durch besondere Kernstruktur, sowie noch durch verschiedene andre cytologische Merkmale vor den Somazellen auszeichnen. Diese Urgeschlechtszellen, welche als die noch indifferente Anlage der Keimdrüse aufzufassen sind, persistieren längere oder kürzere Zeit im Embryo, bis aus ihnen in einem späteren Entwicklunsgstadium durch Teilung die definitiven und geschlechtlich differenzierten Geschlechtsorgane, die Hoden und Ovarien, hervorgehen.

Zahlreich sind die Fälle, in denen sodann die Abstammung der Urgeschlechtszellen ganz genau ermittelt werden konnte. Bei solchen Formen ließ sich nachweisen, daß die Differenzierung der Genitalzellen oft schon während der ersten Furchungsteilungen sich geltend macht, indem eine Furchungszelle, die Stammzelle der Geschlechtszellen, sich durch besondere Merkmale von den übrigen Furchungszellen unter-

scheidet, und von welcher dann eine direkte Zellfolge, die »Keimbahn«, zu den Urgeschlechtszellen hinführt.

Derartige Beobachtungen von solch frühzeitigen Sonderungen der Keimzellen zeigen also, daß bei diesen Formen die Geschlechtszellen nicht aus der Umwandlung von somatischen Zellen hervorgehen, sondern daß sie vollständig unabhängig von diesen entstehen.

Unter den Wirbeltieren sind es namentlich die Selachier und Teleostier, welche sich durch besonders frühe Sonderung ihrer Keimzellen auszeichnen. Eigenmann (1897) fand bei einem Teleostier (*Cymatogaster aggregatus*), daß sich hier die Genitalzellen bis auf Furchungszellen fünfter Generation zurückverfolgen lassen.

Für die Wirbellosen liegen zahlreiche Beobachtungen einer frühen Differenzierung der Keimzellen vor.

In dieser Richtung sind hauptsächlich die Ascariden berühmt geworden. Boveri (1887) machte uns zuerst beim Pferdespulwurm, *Ascaris megalocephala*, mit der Entwicklung der Keimzellen dieser Formen bekannt.

Bei *Ascaris megalocephala* beginnt bereits beim Übergang vom II- zum IV-Zellenstadium die Sonderung in Körper- und Keimzellen, indem diejenigen Zellen, die zu Körperzellen werden, bei der Teilung der bekannten Chromatindiminution unterworfen sind, während in den Keimbahnzellen, also in den Zellen, die in direkter Folge zu den Urgeschlechtszellen führen, sich die ursprüngliche Chromatinmasse unvermindert erhält.

Weitere Angaben von sehr frühen Anlagen der Keimdrüsen beziehen sich auf viele Vertreter der Gliedertiere.

Hierher sind zahlreiche Dipteren (*Chironomus*, *Cecidomyia*, *Miastor* usw.), ferner viele Aphiden zu rechnen. Bei den Dipteren kommt es zur Bildung von sogenannten Polzellen. Speziell bei den Cecidomyiden (Metschnikoff 1866 und Kahle 1908) sondert sich sehr früh noch vor Ausbildung des Blastoderms am hintern Eipole eine Zelle ab. Diese Zelle, die sich durch ihre Größe und körnige Beschaffenheit ihres Plasmas auszeichnet, und die als Urgeschlechtszelle aufzufassen ist, liefert durch Teilung die Polzellen, welche später ins Innere des Embryos verlagert werden, wo sie alsdann den Geschlechtsdrüsen ihre Entstehung geben.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie bei den Dipteren finden sich bei den Blattläusen.

Unter den Crustaceen sind ebenfalls verschiedene Formen durch besonders frühe Entwicklung ihrer Genitalzellen bekannt geworden.

Zunächst hat Grobben (1879) für *Moina* eine sehr frühe Anlage der Geschlechtszellen konstatieren können, indem schon auf dem XXXII-

Zellenstadium die Stammzelle der Urgenitalzellen sich von den übrigen Zellen absondert.

Sodann hat Häcker (1892) bei *Cyclops* das Auftreten der Genitalanlage schon gegen das Ende der Furchung feststellen können, eine Beobachtung, die später (1898) von Pedaschenko bei einem parasitischen Copepoden (*Lernaea*) ebenfalls gemacht wurde.

Später beschrieb dann Häcker bei zwei Copepoden, zuerst (1897) bei einer *Cyclops*-Art, *C. viridis* (*C. brevicornis*), und später (1903) auch bei einer *Diaptomus*-Art, *D. denticornis*, eine äußerst frühe Differenzierung der Geschlechtszellen.

Speziell bei *C. viridis* ist der Weg der Keimbahn schon von der ersten Furchungsteilung ab gekennzeichnet. Es ist dies der einzige, bis jetzt bekannte Fall, bei dem sich eine derart frühe Sonderung der Keimzellen in regelmäßiger Weise geltend macht.

Bei dieser Form tritt nämlich im Verlauf der ersten Furchungsteilung in der Umgebung des einen Spindelpols im Plasma eine Ansammlung von mehr oder weniger großen, rundlichen Körnchen auf. Diese Körnchen, die von Häcker als »Außenkörnchen« oder »Ectosomen« bezeichnet wurden, werden bei der Durchschnürung der Eizelle nur der einen Tochterzelle zugeteilt. Während der Ruhepause des Kernes verschwinden die Körnchen, treten aber bei der nächsten Teilung in einer der Zellen, und zwar wiederum nur in der einen Zellhälfte, wieder auf.

Dieser Vorgang wiederholt sich bei den nächsten Furchungsteilungen noch mehrmals, wobei die Zelle, in welcher bei der Teilung die Körnchen einseitig hervortreten, noch ein weiteres Merkmal aufweist, nämlich eine zunehmende Verlangsamung der Teilungsgeschwindigkeit gegenüber der der übrigen Zellen, so daß die körnchenführende Zelle in der Kernteilung hinter den andern erheblich zurückbleibt.

Im Blastulastadium findet man zum letzten Male eine Zelle, in welcher solche Körnchen bei der Zellteilung auftreten, nur sind sie hier nicht mehr auf die eine Zellhälfte beschränkt, sondern sind im ganzen Zellraume zerstreut. Die Produkte dieser letzten Körnchenzelle repräsentieren die beiden Urgeschlechtszellen, aus denen dann in einem viel späteren Entwicklungsstadium — erst nach dem Larvenstadium — sich durch Teilung die Genitaldrüsen bilden.

Häcker suchte nun zu beweisen, daß die neue körnchenführende Zelle immer von dem Teilprodukt abstammt, welches bei der Teilung die Körnchen erhält; die Körnchenzellen würden also die direkten Etappen der Keimbahn darstellen.

Da nun alle diese Verhältnisse zunächst nur an einem Objekt untersucht wurden, so blieb eine ganze Reihe von Punkten unaufgeklärt.

Es sollte vor allem festgestellt werden, ob diese Ectosomen eine allgemeine Erscheinung bei der Differenzierung der Keimzellen der Süßwasser-Copepoden sind.

Sodann blieb noch unklar, in welche Kernteilungsphase das erstmalige Auftreten der Körnchen fällt, wie sie sich im weiteren Verlaufe der Zellteilung verhalten, und ob sie während der Kernruhe wirklich wieder verschwinden.

Ferner waren die Vorgänge bei der Bildung der zwei definitiven Urgeschlechtszellen im Blastulastadium noch nicht mit voller Sicherheit klargelegt.

Weiterhin erschien es wünschenswert, noch einmal genaue Untersuchungen darüber anzustellen, ob die Körnchen bei der Teilung der Keimbahnzelle der neuen Keimbahnzelle selbst oder deren Schwesterzelle überliefert werden.

Endlich war über das eigentliche Wesen der Körnchen insofern noch keine rechte Klarheit erzielt worden, als es dahingestellt bleiben mußte, ob die Körnchen wirklich durch Umwandlung der Nucleolen des Mutterkerns ihre Entstehung nehmen.

In seiner späteren Arbeit (1903) hat nun Häcker bei *Diaptomus denticornis* noch einmal versucht, namentlich diese zwei letzten Punkte ihrer Lösung entgegenzuführen. In dieser Arbeit gelangte er zu der Ansicht, daß nicht das körnchenführende Produkt bei der Teilung zur neuen Keimbahnzelle wird, sondern jeweils das körnchenfreie.

Über das Wesen der Körnchen spricht er sich, ohne aber ein abschließendes Urteil abzugeben, dahin aus, daß die Körnchen nicht die direkten Umwandlungsprodukte der Nucleolen des Mutterkerns seien, sondern daß sie »ähnlich wie die Nucleolen, temporäre, nicht strukturierte Abscheidungen oder Zwischenprodukte des Kern-Zelle-Stoffwechsels darstellen, die in ganz bestimmten Zuständen der Zelle zur Abscheidung gelangen, beziehungsweise wieder aufgelöst werden«.

Auf Veranlassung von Herrn Prof. Dr. V. Häcker übernahm ich nun die Aufgabe, diese Punkte unter vergleichender Heranziehung möglichst verschiedener Formen und unter Anwendung neuer Untersuchungsmethoden aufzuklären, um die Möglichkeit zu schaffen, diese Beobachtungen für die Verwertung bei der Lösung genereller biologischer Probleme bereitzustellen.

Die Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Technischen Hochschule in Stuttgart begonnen und im Zoologischen Institut der Universität

Tübingen weitergeführt und vollendet. Es drängt mich, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. V. Häcker, für seine jederzeit bereitwillige Unterstützung und für sein lebhaftes Interesse, das er meinen Untersuchungen entgegenbrachte, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Ebenso bin ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Blochmann für sein freundliches Entgegenkommen und für so manchen wertvollen Rat zu großem Dank verpflichtet.

Material und Methoden.

Als Untersuchungsmaterial dienten mir Vertreter von vier Genera. Was die Bezeichnung der Species anbelangt, so habe ich mich an die von Schmeil (1892, 1893 und 1896) gegebene angelehnt.

Ich habe folgende Arten untersucht:

von der Gattung *Cyclops*:

Cyclops fuscus Jurine,
Cyclops albidus Jurine,
Cyclops fuscus var. *distinctus* Richard,
Cyclops viridis Jurine,
Cyclops strenuus Fischer,
Cyclops insignis Claus,
Cyclops Leuckarti Claus,
Cyclops Dybowskii Lande,
Cyclops bicuspidatus var. *odessana* Schmankewitsch,
Cyclops gracilis Lilljeborg,
Cyclops vernalis Fischer;

von der Gattung *Diaptomus*:

Diaptomus coeruleus Fischer,
Diaptomus castor Jurine,
Diaptomus gracilis G. O. Sars.;

von der Gattung *Canthocamptus*:

Canthocamptus staphylinus Jurine;

von der Gattung *Heterocope*:

Heterocope saliens Lilljeborg.

Die meisten dieser Formen, welche ich in Tümpeln in der näheren und weiteren Umgebung Stuttgarts gefunden habe, sind während eines großen Teiles des Jahres in größerer Menge zu bekommen und wurden

behufs leichterer Gewinnung der jüngeren Eistadien während der Perioden ihrer lebhaftesten Fortpflanzung eingefangen.

Wie E. Wolf (1903) in seinen Untersuchungen über die Fortpflanzungsgeschichte unsrer einheimischen Copepoden gezeigt hat, gibt es Formen, welche man kontinuierlich fast das ganze Jahr über mehr oder weniger intensiv in Fortpflanzung begriffen antrifft, sogenannte perennierende Formen, und solche, welche ihre lebhafteste Fortpflanzungstätigkeit nur zu bestimmten Zeiten im Jahre entfalten, und zwar entweder nur einmal des Jahres, wie die monocyklischen Arten, oder zweimal, wie die dicyklischen, oder gar mehreremal, wie die polycyklischen. Die Feststellung dieser Verhältnisse kam mir nun beim Einfangen der Copepoden während ihrer Fortpflanzungsperioden sehr zustatten.

Wurde eine Art in lebhafter Fortpflanzung angetroffen, so wurden die Tiere mittels eines feinen Gazenetzes aus dem Tümpel herausgefangen und in einem Behälter von ungefähr 2—3 l Meßgehalt transportiert. Während die *Cyclops*- und *Canthocamptus*-Arten einen kürzeren oder längeren Transport ohne weiteres sehr gut bestehen, sind die Diaptomiden in dieser Beziehung viel empfindlicher. Sie müssen beim Transport äußerst sorgfältig behandelt werden, vor allem dürfen nicht zu viele Tiere in einem Behälter sein, und ebenso sind sie vor jeder Erschütterung zu bewahren.

Zu Hause wurden dann diejenigen Weibchen, die noch keine Eisäckchen gebildet hatten, aber kurz vor der Eiablage standen, — was leicht an den gefüllten, sehr dunklen Ovidukten zu erkennen ist — sowie eine Anzahl Männchen in besondere Aquarien mit weißem, für die Beobachtung günstigem Untergrunde gebracht. Bei genügender Nahrung (Fadenalgen und Pflanzendetritus) erfolgte die Eiablage ganz normal und bei manchen Arten oft so lebhaft, daß unter 100 Tieren oft 20 Tiere innerhalb einer Stunde ihre Eier ablegten.

Nach der Eiablage wurden die Weibchen, welche Eisäcke gebildet hatten, von den andern getrennt. Konservierte man dann die einzelnen Tiere mit ihren Eisäcken nach verschieden langen Zeiträumen (von der Zeit der Eiablage an gerechnet), so konnte man jedes beliebige Furchungsstadium bekommen. Auf diese Weise gelang es mir, alle Entwicklungsstadien, von dem Stadium der Richtungskörperbildung ab bis zum Larvenstadium, zu erhalten.

Als Fixierungsflüssigkeiten benutzte ich verschiedene Sublimat- und Osmiumsäuregemische.

Von Sublimatgemischen wurden angewandt: Das Gemisch von Gilson (Salpetersäure, Eisessig, Sublimat und Alkohol) und ein Sublimat-

Alkoholgemisch (3—4 g Sublimat auf 100 ccm 50%igem Alkohol), das vor Gebrauch auf etwa 40° C erwärmt wurde.

Bei beiden Flüssigkeiten erzielte ich für meine Zwecke sehr gute Erfolge. Namentlich ergab die Sublimat-Alkoholfixierung, die hauptsächlich Verwendung fand, mit nachfolgender Färbung mit Böhmerschem oder Delafieldschem Hämatoxylin eine sehr gute Darstellung der Zell- und Kernverhältnisse; besonders ist für die Untersuchung der Außenkörnchen diese Behandlungsweise sehr zu empfehlen.

Die Konservierung mit Sublimatgemischen erfordert eine Nachbehandlung mit einer Jodtinktur, um etwaige Sublimatkristalle, die sich sehr gerne in den Zellen bilden, und die dann der Untersuchung störend entgegentreten, zu entfernen.

Weniger gute Resultate konnte ich für meine Zwecke bei Fixierung mit Osmiumsäuregemischen verzeichnen.

Von diesen benutzte ich das Gemisch von Flemming (Chromosmiumessigsäure) und das vom Rathsche Gemisch (Pikrinosmiumessigsäure). Der Dotter nimmt bei diesen Fixierungen eine sehr spröde Beschaffenheit an, wodurch das Schneiden der Eier sehr erschwert wird. Sodann ist die darauffolgende Färbung mit Hämatoxylin oder mit Anilinfarben (Safranin, Methylenblau, Gentianaviolett usw.) zur Darstellung für die Außenkörnchen durchaus nicht günstig. Da nämlich die Dotterkörner ebenfalls stark mitgefärbt werden, so werden die Ectosomen durch die gefärbten Dotterkugeln teilweise oder fast ganz verdeckt, und eine genaue Erkennung der Außenkörnchen als solche läßt sich kaum erzielen.

Aus diesen Gründen benutzte ich Osmiumgemische als Fixierungsmittel selten und hielt mich deshalb fast ausschließlich an Sublimat-Alkoholfixierung, die sich für meine Untersuchungen bei weitem besser bewährte.

Unter den Farbstoffen erwies sich Hämatoxylin nach Böhmer oder nach Delafield als das geeignetste Färbemittel. Gewöhnlich wurden die Schnitte überfärbt und dann mit saurem und ammoniakalischem Alkohol nachbehandelt.

Anilinfarben ergaben auch nach Sublimatfixierung aus den oben angeführten Gründen keine guten Resultate.

Auf die Doppelfärbungen, sowie auf die besonderen Färbungen, die zur Anwendung gelangten, werde ich in einem späteren Abschnitte noch ausführlicher zu sprechen kommen.

Spezieller Teil.

Allgemeines über Dottergehalt, Furchung und Kernteilung des Copepodeneies.

Die Süßwassercopepoden bieten für entwicklungsgeschichtliche Studien ein sehr geeignetes Objekt dar, schon aus dem Grunde, weil das Eimaterial verhältnismäßig leicht und fast zu jeder Jahreszeit in reichlicher Menge zu beschaffen ist.

Wie ich schon oben darauf hingewiesen habe, läßt sich sowohl die Eiablage als auch die Entwicklung der Eier sehr bequem beobachten, und man kann infolgedessen jedes Furchungsstadium in beliebig großer Menge in die Hand bekommen.

Bei den Eiern der Süßwassercopepoden ist die Dottersubstanz ganz gleichmäßig im ganzen Eiraume verteilt. Die Eier enthalten ziemlich viel Dotter, doch ist das Dottermaterial durchaus nicht grobschollig, so daß der Dotter bei der Untersuchung nicht gerade sehr störend wirkt. Die einzelnen Dotterplättchen und -kügelchen sind alle annähernd von gleicher Größe und lassen zwischen sich noch genügend Raum frei, der vom Eiplasma ausgefüllt wird. Das Bild, das man auf Schnitten durch ein Ei erhält, stellt ein vom Eiprotoplasma gebildetes, mehr oder weniger grobes Maschenwerk dar, in welchem die einzelnen Dotterkugeln eingelagert sind.

Was den Dotterreichtum der Eier anbelangt, so ist dieser nicht bei allen Copepoden gleich stark entwickelt.

Unter den vier von mir untersuchten Genera besitzen nach meinen Beobachtungen *Canthocamptus* und die Cyclopiden die dotterärmsten Eier, in welchen das Plasmamaschenwerk ziemlich stark in Form von derben Maschen hervortritt, insbesondere enthalten die Eier von *Canthocamptus* ein besonders feinscholliges Dottermaterial. Innerhalb einer Gattung scheint die Menge der Dottersubstanz der Eier annähernd konstant zu sein, wenigstens wiesen die Eier von neun *Cyclops*-Arten keine nennenswerten Schwankungen bezüglich des Dotterreichtums auf.

Die Eier der *Diaptomus*-Arten besitzen schon bedeutend mehr Dotter als die der zwei genannten Gattungen. Das Eiplasma ist bei diesen Eiern vom Dotter sehr zurückgedrängt, es ist nur noch als ein sehr dünnfadiges, oftmals nicht mehr zusammenhängendes Maschenwerk zu erkennen.

Die dotterreichsten Eier unter den vier Genera besitzen aber die *Heterocope*-Arten. Diese Eier sind ganz mit Dotterschollen und -kugeln

überladen. Die Untersuchung der Eier wird hier geradezu durch den enormen Dotterreichtum erschwert. Auf Schnitten sieht man überhaupt kein regelmäßiges, zusammenhängendes Maschenwerk von Protoplasma mehr; das Plasma wird nahezu völlig von den den ganzen Eiraum erfüllenden, mehr oder weniger grobscholligen Dotterkugeln verdeckt.

Die Besamung des Copepodeneies findet bekanntlich während des Austritts des reifen Ovarialeies aus der Geschlechtsöffnung statt. Für gewöhnlich genügen die bei einer Copulation im Receptaculum seminis aufgenommenen Spermatozoen für mehrere Eiablagen; doch konnte ich bei *Diaptomus castor* beobachten, daß diese Form vor jeder Eiablage eine Kopulation eingeht, so daß hier stets ein reichliches Spermaquantum für die Befruchtung vorhanden ist. Diesem Umstande ist es wohl auch zuzuschreiben, daß man in den Eisäcken von *D. castor* in der gallertartigen Masse zwischen den Eiern immer sehr viele überschüssige Spermatozoen findet.

Da die Oviductöffnung sehr enge ist, so erleidet das Ei beim Durchtritt durch diese eine ganz enorme Gestaltsveränderung. Wie ich unter dem Mikroskop am lebenden Objekte beobachten konnte, zwängt sich das ursprünglich rundliche, ovale Ovarialei durch diese enge Öffnung in Form eines dünnen, wurstartigen Gebildes hindurch. Die anfänglich rundliche Gestalt des Eies wird jedoch bald wieder hergestellt.

Die Eier von *Cyclops*, *Diaptomus* und von *Canthocamptus* werden von einer zarten Dottermembran umgeben; bei den Eiern von *Heterocope* kommt zu dieser Dottermembran von Anfang an noch eine zweite, sehr dicke Hülle. Außerdem werden die Eier im Eisacke noch durch eine gallertartige Masse bzw. Haut zusammengehalten.

Die Größe der Copepodeneier schwankt bei den verschiedenen Arten ganz bedeutend. Die größeren Arten, wie *Cyclops fuscus* var. *distinctus*, *C. fuscus*, *Diaptomus castor*, *Heterocope*, besitzen Eier von ungefähr 0,15 bis 0,18 mm Durchmesser, die Eier der kleineren Copepoden (*Cyclops Leuckarti*, *C. gracilis*, *Canthocamptus* usw.) aber haben höchstens einen Durchmesser von 0,07—0,08 mm. Auch bei ein und derselben Art ist die Größe der Eier ziemlichen Schwankungen unterworfen. Die größeren Varietäten einer Art haben zuweilen fast doppelt so große Eier als die kleineren der betreffenden Art.

Sobald das Ei abgelegt und befruchtet ist, werden die Richtungskörper abgeschnürt. Dieser Prozeß dauert bei *Canthocamptus* und *Heterocope* viel länger als bei *Cyclops* und *Diaptomus*. Nach den Zeitversuchen, die ich hierüber angestellt habe, ist die Zeit, die zwischen Eiablage und Copulation der Geschlechtskerne liegt, bei

Cyclops strenuus etwa $^3/_4$ Stunden,
Diaptomus castor etwa $1^1/_2$ Stunden,
Canthocamptus staphylinus etwa 4 Stunden,
Heterocope saliens etwa 4 Stunden.

Irgendwelche Zusammenhänge zwischen der Dauer der Richtungskörperbildung und den biologischen Verhältnissen der Tiere konnte ich nicht auffinden; denn wenn sich auch die lange Dauer der Bildung der Richtungskörper bei *Heterocope saliens* vielleicht dadurch erklären ließe, daß diese Form in größeren Seen lebt, bei denen eine Gefahr des Austrocknens so gut wie nicht besteht und außerdem Dauereier produziert, — Umstände somit, welche eine rasche Entwicklung der Eier und speziell einen raschen Verlauf der Richtungskörperbildung nicht gerade notwendig machen — so sehen wir doch andrerseits, daß diese Erklärung auf *Canthocamptus* keine Anwendung finden kann. Bei *Canthocamptus* nimmt nämlich die Bildung der Richtungskörper ebenfalls etwa 4 Stunden in Anspruch, das Tier bildet aber erstens keine Dauereier, und zweitens lebt es in kleineren Pfützen und Tümpeln, welche der Gefahr des Austrocknens sehr leicht ausgesetzt sind.

Die Furchung des Copepodeneies vollzieht sich zunächst nach dem total-äqualen Typus. Die Furchungsebenen teilen das Ei in ganz gleich große Blastomeren, und jede Furchungszelle erhält gleich viel Dottermaterial.

Die einzelnen Furchungsteilungen nehmen je etwa 1 Stunde Zeit in Anspruch. Etwa bis zum sechsten Teilungsschritte, also bis zum Blastulastadium, teilen sich alle Blastomeren bei jedem neuen Teilungsschritte ungefähr gleichzeitig, so daß nach jeder neuen Furchungsteilung die Zahl der Blastomeren verdoppelt wird. Nur eine Zellfolge, die Keimbahnzellen, hinkt in der Zellteilung stets etwas hinter den übrigen Furchungszellen nach, wie schon Häcker gezeigt hat.

Die Blastomeren sind an der Berührungsfläche zweier Nachbarzellen sehr stark abgeplattet. Von einer tiefen Einschnürung der Furchungsebenen in das Ei ist nichts zu bemerken; es tritt nur eine trennende Scheidewand zwischen den Nachbarblastomeren auf (Fig. 4—12).

In dieser Beziehung verhalten sich die *Cyclops*-, *Diaptomus*- und *Heterocope*-Eier annähernd gleich. Etwas andere Verhältnisse dagegen finden sich bei den *Canthocamptus*-Eiern. Hier schneiden die Furchungsebenen in das Ei viel tiefer ein als bei den oben genannten Eiern; die Tochterzellen sind nicht so stark gegeneinander abgeplattet (Textfig. 19 bis 24). Diese nur bei den *Canthocamptus*-Eiern zu beobachtende Erscheinung steht ohne Zweifel im Zusammenhang mit dem geringen und

feinscholligen Dottermaterial dieser Eier, wodurch ein tieferes Einschneiden der Furchungsebenen in das Ei ermöglicht wird als bei den andern, grobscholligeres Dottermaterial enthaltenden Eiern.

Die kerngeschichtlichen Verhältnisse der Furchungszellen sind äußerst klar und deshalb für die Untersuchung sehr günstig. Die Furchungskerne sind relativ groß, und infolgedessen lassen sich die Kernstrukturen und ihre Veränderungen bei der Zellteilung mit aller Deutlichkeit verfolgen. Die Kernteilungsfiguren können an Schönheit und Klarheit kaum übertroffen werden.

Bei vielen Arten konnte ich die Zahlenverhältnisse der Chromosomen in den Blastomeren ganz genau studieren.

Hinsichtlich der Form der Chromosomen kann man die Copepoden in zwei Gruppen scheiden. Die eine Gruppe, der die *Cyclops*- und *Canthocamptus*-Arten zuzurechnen sind, besitzt schöne lange, schleifenförmige Chromosomen, welche in der Äquatorialplatte sich zu ring- und hufeisenförmigen Gebilden anordnen (Fig. 2, 6, 31b, 32, 57a und 57b).

Bei der zweiten Gruppe, welche die *Diaptomus*- und *Heterocope*-Arten umfaßt, besitzen die Chromosomen die Form von kurzen, stäbchenförmigen Gebilden, die keine langen hufeisenförmigen Schleifen bilden (Fig. 68, 75b, 78b; Textfig. 5a und b, 14).

Die Kernteilungsgeschichte der Copepodenzelle bietet einige interessante Besonderheiten dar, so daß es angebracht erscheint, den Verlauf der Kernteilung, so wie er sich in den ersten Furchungszellen abspielt, im Zusammenhange kurz zu besprechen.

Aus dem ruhenden Kerngerüst differenziert sich zu Anfang der Teilung nach und nach unter gleichzeitiger allmählicher Auflösung der Nucleolen die bekannte dichte oder dünnfadige Knäuelfigur, z. B. in Textfig. 8. Der dichte Knäuel geht bald über in den lockeren oder dickfadigen Knäuel, wie z. B. Fig. 5 zeigt. Dieser durchzieht den ganzen, immer noch von einer Kernmembran umgebenen Kernraum in Form einer vielfach gewundenen, kontinuierlichen Fadenschlinge. Nach der Bildung des lockeren Knäuels erfolgt dann die Segmentierung der ganzen Fadenschlinge in die für jede Art konstante Zahl von Kernsegmente oder Chromosomen.

Jetzt folgt ein höchst charakteristisches Stadium in der Kernteilungsgeschichte der Copepodenzelle. Es ist dies das Stadium der »Diakinese«[1]) oder des »segmentierten Knäuels«. Dieses Stadium ist

[1]) Die Bezeichnung »Diakinese« für dieses Stadium ist von Häcker ursprünglich für das entsprechende Stadium des Keimbläschens vorgeschlagen worden und später auch auf die Furchungskerne, speziell von *Diaptomus*, übertragen worden.

dadurch ausgezeichnet, daß die Chromosomen in lockerer Anordnung gleichmäßig über den ganzen Kernraum verteilt sind, und da es von verhältnismäßig langer Dauer ist, so begegnet man ihm sehr häufig auf den Präparaten. Bei den Cyclopiden mit den langen schleifenförmigen Chromosomen tritt das Charakteristische der Diakinese nicht so deutlich hervor (Fig. 2, 6, 55), um so besser lassen es aber *Diaptomus* und *Heterocope* mit ihren kurzen, stäbchenförmigen Chromosomen erkennen (Fig. 68; Textfig. 5a und b, 14).

Der Übergang des diakinetischen Stadiums zur Asterphase wird durch den Schwund der Kernmembran angebahnt. Die Chromosomen rücken allmählich in die Äquatorialplatte ein, woselbst bei den Cyclopiden sich die Chromosomen zu den bekannten hufeisenförmigen, manchmal beinahe ringförmigen Gebilden umordnen (Fig. 16b, 31d, 57a und b). Jetzt tritt nun endlich auch die Längsspaltung der Chromosomen deutlich hervor. In den Fig. 57a und b ist der Längsspalt deutlich zu sehen. Bald darauf beginnt die dicentrische Wanderung der Tochterchromosomen; dabei kommt es bei den Cyclopiden zu jenen schönen Tonnenfiguren, welche Häcker mit veranlaßt haben, die Teilung als heterotypisch zu bezeichnen (Fig. 7, 34, 49). Da aber diese heterotypische Teilung bei *Cyclops* nur ein Merkmal, nämlich die metakinetische Tonnenfigur, mit den von Flemming (1887) zuerst beschriebenen und aufgestellten heterotypischen Teilungen in den Kernen des Salamanderhodens gemein hat, in bezug auf andre Merkmale aber, insbesondere in bezug auf die halbe Chromosomenzahl, nicht mit dieser übereinstimmt[1]), so empfiehlt es sich wohl, den in der Furchung auftretenden Kernteilungsmodus als deutoheterotypen (Häcker 1904) von dem euheterotypen zu unterscheiden.

Die Tonnenfiguren kommen bei *Cyclops* dadurch zustande, daß beim Auseinanderweichen der Tochterchromosomen die Mitten derselben zuerst auseinander rücken, während die Enden noch miteinander verklebt sind. Bei kurzen, stäbchenförmigen Chromosomen, wie sie die Diaptomiden aufweisen, treten keine solche metakinetischen Tonnenfiguren auf (Fig. 85); diese treten also lediglich nur in Erscheinung bei langen Chromosomen.

Sobald die Spalthälften der Chromosomen die Pole erreicht haben, beginnt die regressive Metamorphose der Chromosomen. Fig. 58 zeigt

[1]) Ich werde später bei einigen Formen beweisen, daß weder in den Kernen der Furchungszellen noch in denen der Urgeschlechtszellen, deren Kernteilung ebenfalls mit der halben Chromosomenzahl (Häcker 1907) verlaufen soll, eine Halbierung der normalen Chromosomenzahl vorliegt.

den ersten Schritt der Rückbildung. Jedes einzelne Chromosom verwandelt sich in ein chromosomales Teilbläschen, indem die Chromosomen aufquellen und ihre Färbbarkeit verlieren. Rasch verschmelzen diese chromosomalen Teilbläschen oder Idiomeren, wie sie von HÄCKER genannt wurden, zu größeren Idiomeren zusammen (Fig. 8). Das Resultat dieses Verschmelzungsprozesses bilden schließlich zwei gleich große, aneinander geschmiegte Bläschen oder Gonomeren (HÄCKER) (Fig. 4, 59). Die Gonomeren besitzen im Gegensatz zu den Idiomeren, deren chromatische Substanz in Form von größeren und kleineren Brocken der Innenfläche der Bläschenwand angelagert ist, ein typisches fadenförmiges Gerüstwerk mit einer Anzahl von Nucleolen. Den gonomeren Kernzustand findet man aber nur in den frühen Furchungszellen als einen bis zur nächsten Kernteilung fortdauernden Zustand, in den Zellen späterer Furchungsstadien verschmelzen auch die Gonomeren ihrerseits wieder zu einem einheitlichen Kern (Fig. 13a).

Da die Eier der Copepoden infolge des starken Dottergehalts undurchsichtig oder nahezu undurchsichtig sind, so war es nicht möglich, die Entwicklung der Eier im lebenden Zustande zu studieren. Ebensowenig konnte natürlich die Entwicklung der Ectosomen am lebenden Ei verfolgt werden. Die Untersuchung der Eier geschah daher durchweg an konserviertem Material, welches geschnitten und gefärbt wurde.

Über die Art der Feststellung des jeweiligen Entwicklungsstadiums der Eier auf den Schnitten werde ich später noch ausführlich berichten.

Für gewöhnlich stehen nicht alle Eier eines Eisackes auf der gleichen Entwicklungsstufe, sondern die Kerne der einen Eier sind gegenüber denjenigen von andern Eiern in der Teilung etwas voran oder zurück. Die Ursache dieser Erscheinung ist darin zu suchen, daß nicht alle Eier eines Eisackes zu gleicher Zeit den Oviduct verlassen und abgelegt werden. Die Eisackbildung nimmt ungefähr 7—10 Minuten in Anspruch. Da nun gleich nach der Befruchtung die Richtungskörperbildung beginnt, so sind die zuerst ausgetretenen und befruchteten Eier in der Entwicklung schon etwas weiter voran als die zuletzt abgelegten, und so stehen auch in älteren Eisäcken nicht alle Eier auf derselben Entwicklungsstufe. Die Differenz ist bei frühen Entwicklungsstadien gering, sie steigert sich aber etwas bei älteren Furchungsstadien. Es können z. B. in einem Eisack eine Anzahl Eier das CXXVIII-Zellenstadium aufweisen, während andre schon den Übergang vom CXXVIII- zum CCLVI-Zellenstadium zeigen.

Diese ungleichstufige Entwicklung der Eier im gleichen Eisacke erwies sich nun als ein sehr günstiges Moment bei meinen Untersuchungen.

Wie ich oben darauf hingewiesen habe, war es nicht möglich, die Entwicklung der Eier auch nur auf kurze Zeit im lebenden Zustande zu studieren. Die eben dargelegten Entwicklungsverhältnisse der Eier innerhalb eines Eisackes ersetzten mir aber einigermaßen die Beobachtung am lebenden Ei; denn durch eine genaue Aufzeichnung der verschiedenen Entwicklungszustände aller Eier eines Eisackes entrollte sich mir dann, gewissermaßen wie bei einem lebenden Ei, in ununterbrochener Reihenfolge ein getreues Bild von dem Verlaufe einer wenn auch allerdings etwas kurzen Entwicklungsstrecke. Dadurch war mir sodann die Möglichkeit gegeben, eine richtige und lückenlose Aufeinanderfolge der verschiedenen Etappen in der Ectosomenentwicklung festzustellen.

Ich gehe nun über zur Beschreibung der Entwicklung der Eier bei den einzelnen Formen und beginne mit *Cyclops fuscus* var. *distinctus*.

Cyclops fuscus var. distinctus Richard.

Diese Form, die zu den schönsten und größten unsrer Süßwassercopepoden zu rechnen ist, fand ich in einigen Altwassertümpeln des Neckars bei Eßlingen. Über die systematische Stellung dieses Copepoden sind die Autoren noch nicht völlig einig. Die Streitfrage dreht sich darum, ob die Form als eine Varietät von *Cyclops fuscus* Jurine anzusehen ist, oder ob hier eine Bastardbildung zwischen *C. fucsus* und *C. albidus* Jurine vorliegt. Zu dieser letzteren Annahme führten einerseits die morphologischen Merkmale des Tieres, welche ihm eine Mittelstellung zwischen *C. fuscus* und *C. albidus* zuweisen und anderseits das beständige gemeinsame Vorkommen der drei Copepodenformen in einem Tümpel.

Neuerdings hat H. Braun (1908, 1909) dieses Problem wieder in Angriff genommen und hat auf verschiedenen Wegen versucht, dieser Frage näher zu treten. Es gelang ihm jedoch bis jetzt nicht, eine definitive Entscheidung der Frage herbeizuführen. Vorgenommene Kreuzungsversuche zwischen *C. fuscus* und *C. albidus*, welche die Bastardnatur des *Cyclops* beweisen könnten, führten zu keinem Resultat. Ebenso lieferte die vergleichende Untersuchung der Chromosomenverhältnisse der drei Formen keine entscheidenden Beweise. Während *C. albidus* und *C. fuscus* in der biserialen Anordnung je sieben typische Chromosomen besitzen, hat *C. fuscus* var. *distinctus* fünf typische Chromosomen, wozu noch ein von den normalen Chromosomen durch seine geringe Größe unterschiedenes Heterochromosom kommt. Braun läßt die Bastardfrage offen, gibt aber für den Fall, daß unser Copepode tatsächlich einen

Bastard darstellt, eine hypothetische Erklärung für die Entstehung der Chromosomenzahl (5 + 1) aus den Zahlen 7 der Stammeltern.

Bei meinen Untersuchungen habe ich mich mit dem Bastardproblem nicht näher beschäftigt; ich will hier nur einige Angaben über das Vorkommen dieses Copepoden machen.

Ich fand ihn in den oben erwähnten Altwassern bei Eßlingen und in der »Blaulach« bei Tübingen. Er gehört zu den Sommerformen; man findet ihn von März bis Oktober. Seine Hauptfortpflanzungsperioden fallen in den März bis Anfang April und in den Monat August, und zwar tritt er zu diesen Jahreszeiten in den Altwassern bei Eßlingen sehr zahlreich auf. Bei einem Fange im März bekam ich z. B. innerhalb einer Stunde ungefähr 300 Exemplare.

In *C. fuscus* var. *distinctus* lag mir für meine Untersuchungen ein äußerst günstiges Objekt vor. Die Eier und damit auch die Furchungszellen und -kerne sind hier ziemlich groß, was die Verfolgung der Körnchenzellen sehr erleichterte. Ich besitze von *C. fuscus* var. *distinctus* auf meinen Präparaten die gesamte Embryonalentwicklung.

Erster Teilungsschritt.

(I—II)-Zellenstadium.

Nachdem die Richtungskörper abgeschnürt sind, beginnt die Annäherung der zwei Pronuclei, des Ei- und Samenkerns. Der Verlauf der Befruchtung des *Cyclops*-Eies wurde von Rückert (1895) bei *Cyclops strenuus* Fischer in allen Phasen genau beschrieben, und ich kann seine bei *C. strenuus* gefundenen Ergebnisse im wesentlichen für alle von mir untersuchten Copepoden bestätigen.

Die beiden Vorkerne nähern sich ziemlich rasch unter gleichzeitiger bedeutender Zunahme ihres Volumens. Da der Samenkern seine Wanderung schon zu einer Zeit beginnt, in der der Eikern nach der zweiten Richtungskörperbildung noch in der Umbildung der chromatischen Substanz zum ruhenden Kerngerüste begriffen ist, besitzt der männliche Vorkern gewöhnlich gegenüber dem Eikern einen kleinen Vorsprung.

Am männlichen Kern, der infolge seiner früher beginnenden Wanderung den Eikern an Größe bedeutend übertrifft, sind sehr bald zwei Attraktionssphären zu erkennen. Die beiden nehmen rasch an zwei einander gegenüber liegenden Stellen des Samenkerns ihre Stellung ein, und auf diesem Stadium erreicht der Eikern gewöhnlich den Samenkern, wobei aber immer noch ein Größenunterschied zwischen Ei- und Samenkern zu konstatieren ist. Nach dem Zusammentreffen der zwei Kerne

wächst auch der Eikern zu seiner vollen Größe heran, und man findet dann in einem etwas späteren Stadium zwei gleich große, im Ruhezustand befindliche, aneinander geschmiegte Kerne, die an der gemeinsamen Berührungsfläche etwas abgeplattet sind.

Der Ruhezustand dauert nicht allzulange; bald nimmt man Veränderungen der chromatischen Substanz wahr, welche darauf hindeuten, daß sich die Kerne jetzt zur Teilung vorbereiten. Während dieser Vorgänge können nun sehr interessante Befunde gemacht werden.

Vor allem möchte ich auf die Tatsache hinweisen, daß während dieser vorbereitenden Teilungsvorgänge jeder Pronucleus immer noch seine Individualität vollkommen bewahrt; jeder der beiden Kerne bereitet sich selbständig zur ersten Furchungsteilung vor, d. h. in jedem Kerne findet ganz unabhängig vom andern die Herausbildung des Fadenknäuels und die Segmentierung desselben in die einzelnen Chromosomen statt (Fig. 2). Als eine andre interessante Erscheinung während dieser Vorgänge tritt uns das Verhalten der Kerne entgegen, welches ich in Fig. 1 dargestellt habe. Man sieht hier die beiden Kerne auf verschieden weit vorgeschrittenen Stufen der Chromosomenherausbildung[1]). Während der eine Kern noch das ruhende Kerngerüst aufweist, hat sich im andern Kern die chromatische Substanz schon längsbestimmter Fadenzüge angeordnet. Dieser Kern beginnt also mit der Vorbereitung zur ersten Furchungsteilung viel früher als der andere. Obwohl nun die beiden Kerne äußerlich in diesem Stadium nicht mehr als Ei- und Samenkern zu unterscheiden sind, glaube ich trotzdem annehmen zu dürfen, daß der männliche Kern es ist, der mit der Bildung der Chromosomen früher beginnt; denn wie wir oben bei der Beschreibung der Befruchtungsverhältnisse erfahren haben, ist der Samenkern dem Eikern schon während jener Vorgänge in der Entwicklung stets um ein Erhebliches voraus, und dieser Vorsprung des Samenkerns macht sich nun, nachdem er eine Zeitlang während der Ruheperiode der zwei aneinandergeschmiegten Kerne äußerlich nicht mehr zu konstatieren war, bei den vorbereitenden Teilungsvorgängen offenbar wieder geltend. Die weitere Differenzierung der chromatischen Substanz zu Chromosomen schreitet nun rasch vorwärts; auch im andern Kern beginnt bald die Anordnung der Chromatinkörnchen zu einer zusammenhängenden Fadenschlinge. Es werden nacheinander die Stadien des dichten und lockeren Knäuels durchlaufen, aber während aller dieser Phasen spielen sich die einzelnen Vorgänge in den beiden

[1]) Ähnliche Differenzen in der Ausbildung der beiden Kerne hat Häcker (1896) »Selbständigkeit der väterlichen usw.« S. 602, bei *Cyclops viridis* beobachtet.

Kernen nicht zu gleicher Zeit ab. Ein Ausgleich der Phasendifferenz der beiden Kerne tritt erst während des Stadiums des »segmentierten Knäuels« oder der »Diakinese« ein (Fig. 2). Dieses Stadium dauert verhältnismäßig lange, und infolge dieses Umstandes ist es dem nachhinkenden Kerne möglich, seinen vorauseilenden Kameraden wieder einzuholen.

Bei den andern Cyclopiden konnte ich genau dieselbe Erscheinung ebenfalls beobachten, nur ist der Phasenunterschied der zwei Kerne bei den einzelnen Species nicht immer gleich stark ausgebildet. Während bei *C. fuscus* und *C. albidus* die Phasendifferenz noch sehr beträchtlich ist, ist diese bei *C. strenuus* eben noch wahrzunehmen.

Kehren wir wieder zum Stadium der Diakinese (Fig. 2) zurück. Die Chromosomen sind in der für diese Art konstanten Zahl gleichmäßig über den Kernraum lose verteilt und zwar in Gestalt von sehr langen Schleifen, welche in vielfachen Windungen im Kernraum verlaufen.

Ich habe nun versucht, die Chromosomen in diesem Stadium zu zählen, da es von großem Interesse wäre, über das Schicksal des Heterochromosoms, das Braun (1908, 1909) in der biserialen Anordnung während der »provisorischen Teilungsfigur« aufgefunden hat, etwas zu erfahren. Nach Braun besitzt, wie ich schon mitteilte, *C. fuscus* var. *distinctus* in der biserialen Anordnung fünf normale Chromosomen und ein Heterochromosom[1]). Wenn nun dieses Heterochromosom mit den fünf andern Chromosomen in den Eikern gelangt, und wenn der Spermakern fünf normale Chromosomen mitbringt, so müssen in den Furchungskernen elf Chromosomen zum Vorschein kommen. Um über diese Verhältnisse Klarheit zu bekommen, war ich bei allen geeigneten Präparaten auf eine genaue Zählung der Chromosomen bedacht. Die ersten Furchungskerne — und speziell auch der erste — eignen sich aber durchaus nicht für solche Zählungen, denn die Chromosomen sind hier zu lange und vielfach sich kreuzende Schleifen, welche eine völlig einwandfreie Zählung nicht gestatten. Die Kerne späterer Stadien sind dagegen erheblich kleiner als die ersten Furchungskerne, und infolgedessen sind auch die Chromosomen bedeutend kürzer. Hier konnte ich denn auch in einem Falle in der Äquatorialplatte einer Furchungszelle vom Stadium XXXII bis LXIV mit ziemlicher Sicherheit elf Chromosomen feststellen. Ich werde später bei der Besprechung dieses Stadiums auf diesen Fall noch zurückkommen.

---

[1]) Neuerdings hat H. Matscheck (1910) in einigen wenigen Ausnahmefällen bei *Cyclops fuscus* var. *distinctus* in der biserialen Anordnung [6 + 1] Chromosomen gefunden.

Speziell in dem ersten Furchungskern, beziehungsweise in den beiden Pronuclei gelangen mir aber sichere Zählungen trotz vielfacher Bemühungen nicht; es wäre dies zwar sehr wünschenswert gewesen, da man in diesem Falle wohl über den Verbleib des Heterochromosoms Aufschluß erhalten hätte.

Ich komme nun zur Besprechung desjenigen Merkmals, welches den Weg der Keimbahn der Copepoden schon von der ersten Furchungsteilung ab kennzeichnet: es ist dies die Außenkörnchen- oder Ectosomenerscheinung jeweils im Umkreise eines Spindelpols der Keimbahnzellen.

In Fig. 2 gewahrt man, wie während der Phase des segmentierten Knäuels um die eine Attraktionssphäre herum eine Ansammlung von mehr oder weniger großen, rundlichen Körnchen auftritt. Auf Kernphasen, die vor diesem Stadium liegen, konnte ich die Körnchen noch nicht entdecken, erst nachdem das diakinetische Stadium erreicht ist, treten die Ectosomen bei unsrer vorliegenden Form auf. Zuerst sind es nur wenige Körnchen, die gebildet werden; sie nehmen aber dann im weiteren Verlaufe der Teilung rasch an Zahl zu.

Es sei gleich hier bemerkt, daß zwischen den beiden Attraktionssphären keinerlei Größenunterschiede wahrzunehmen sind; beide Sphären besitzen dieselbe Ausdehnung. Die Sphären stellen dotterfreie Plasmabezirke dar von unregelmäßiger Gestalt, von welchen noch die »Polstrahlen« nach allen Seiten in die umliegenden Dottermassen ausstrahlen. Ein besonderes Centrosoma im Innern der Sphären konnte ich so wenig wie Rückert und Häcker zur Darstellung bringen.

In der folgenden Phase der Teilung, im Mutterstern (Fig. 3), haben die Ectosomen nun eine ganz erhebliche Vermehrung erfahren, die ganze eine Sphäre ist vollständig erfüllt mit diesen Körnchen. Diese erscheinen also nicht gleich beim ersten Hervortreten in ihrem vollen Umfange, sondern vermehren sich während der nächst folgenden Phasen noch in ganz bedeutendem Maße.

Die Ectosomen färben sich nach Sublimat- und Osmiumsäurefixierung mit Hämatoxylin ein wenig intensiver als das Plasmamaschenwerk, während die Chromosomen dagegen eine tief dunkelblaue Färbung annehmen.

Ich möchte noch nebenbei auf die sehr schöne Teilungsfigur in Fig. 3 aufmerksam machen, welche in der von Rückert und Häcker beschriebenen Weise eine Trennung von zwei selbständigen Spindeln aufweist. Da nun auch die Kerne der späteren Furchungsstadien und insbesondere auch die der Keimbahnzellen bis zu den Keimmutterzellen sowohl in den

Ruheperioden als auch in den Teilungen einen Aufbau der chromatischen Substanz aus zwei völlig getrennten Portionen mehr oder weniger deutlich immer wieder erkennen lassen, so haben Häcker und Rückert diese Erscheinung im Sinne eines Selbständigbleibens der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile gedeutet. Ich fand diesen »gonomeren Kernzustand«, wie Häcker ihn nennt, ebenfalls und zwar bei allen Copepoden, bei den einen weniger, bei andern stärker ausgeprägt. Ich werde bei der Besprechung der einzelnen Formen auf diesen Punkt stets besonders hindeuten.

Wir kehren nun wieder zu unsern Ectosomen zurück. Über ihr weiteres Schicksal gibt uns Fig. 4 Aufschluß. Bei diesem Ei ist die erste Furchung schon vollkommen vollzogen; in den beiden Blastomeren sind die Tochterdoppelkerne eben neu gebildet. Die Sphären haben sich bereits wieder geteilt und beginnen ihre definitive Stellung einzunehmen. In einer der Blastomeren bemerkt man nun an Stelle der zahlreichen kleinen und regelmäßig geformten Körnchen eine Anzahl unregelmäßig geformter, größerer und kleinerer Brocken. Wie zu sehen ist, sind diese Brocken aus der Verschmelzung mehrerer kleiner Körnchen hervorgegangen, und einzelne Brocken sind wiederum zu größeren Klumpen verschmolzen.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß diese Brocken die direkten Folgestufen der Ectosomen darstellen, welche, nachdem sie ihre volle Entwicklung erreicht haben, einen regressiven Prozeß durchmachen, der zu jenen ungeformten Gebilden führt.

Ein Zusammenfließen kleinerer Körnchen zu größeren Gebilden ist auch schon anderweitig vielfach beobachtet worden; namentlich findet sich dies bei Nucleolen sehr häufig. So hat z. B. Häcker (1903) für die größeren Nucleolen in den Furchungskernen von *Diaptomus denticornis* eine solche Verschmelzung aus einer Anzahl kleinerer Nucleolen genau beschrieben. Es ist also keine so außergewöhnliche Erscheinung, wenn unsre Ectosomen teilweise miteinander zusammenfließen.

Zweiter Teilungsschritt.

(II—IV)-Zellenstadium.

Durch die ganze nun folgende Ruheperiode des Kernes hindurch findet man diese Brocken in der einen Zelle kontinuierlich immer wieder, nur nehmen sie nach und nach an Zahl und Masse ab, indem sie allmählich einer Resorption anheimfallen.

Auf das Ruhestadium folgt alsdann die Vorbereitung zur zweiten Furchungsteilung. Das Stadium des lockeren Knäuels zeigt Fig. 5. In einer Zelle, in der auch der zweite Richtungskörper eingeschlossen ist, sind immer noch einige von jenen aus den Ectosomen hervorgegangenen Brocken zu konstatieren. Die Lage dieser Gebilde hat sich etwas gegenüber derjenigen in Fig. 4 geändert. Diese Umlagerung wird offenbar durch die bekannte Drehung der Doppelkerne bedingt, welche auch bei *Cyclops* innerhalb jeder Zelle um einen rechten Winkel erfolgt und die zur ersten senkrechte Stellung der zweiten Furchungsebene zur Folge hat. (Vergleiche Fig. 4, wo diese Richtung bereits durch die Stellung der beiden neu entstehenden Sphären festgelegt ist.)

Während des folgenden Stadiums, der Diakinese (Fig. 6), weist das Plasma der einen Zelle wieder Körnchen auf; doch haben wir diesesmal zwei durch ihre Form und Entstehungsweise verschiedene Körnchenarten vor uns. In den großen, unförmigen Brocken, welche im Plasma zu sehen sind, erkennen wir ohne weiteres dieselben alten Brocken wieder, denen wir auch in den kurz vorhergegangenen Stadien begegnet sind; es sind dies also noch die Überreste der Ectosomen des ersten Teilungsschritts.

Außer diesen alten Brocken findet man aber noch eine Anzahl feiner regelmäßiger Körnchen, so wie sie uns von den Anfangsphasen der ersten Furchungsteilung her bekannt sind. Diese kleinen Körnchen sind nun Neuprodukte; es sind die neu entstehenden Ectosomen der zweiten Furchungsteilung, welche, wie wir wissen, bei jedem neuen Furchungsschritte in einer Furchungszelle auftreten. Man hat somit in der neuen Körnchenzelle nebeneinander einerseits die neuen, frisch entstandenen und anderseits noch die Überreste der von der letzten Teilung herrührenden alten Körnchen.

Für die Beurteilung der Frage, ob bei der Teilung der Körnchenzelle das körnchenführende oder das körnchenfreie Produkt beim nächsten Teilungsschritte zur neuen Körnchenzelle wird, ist die Feststellung dieser Verhältnisse von der größten Bedeutung: es geht hieraus mit aller Deutlichkeit hervor, daß die neue Körnchenzelle aus demjenigen Teilprodukt der alten Körnchenzelle entsteht, welches bei der Teilung die Körnchen als Mitgift erhält; denn daß in Fig. 6 die größeren Brocken noch die Überreste der Körnchen des letzten Teilungsvorgangs sind und die kleineren Körnchen die neuen Ectosomen darstellen, geht ohne weiteres aus einer vergleichenden Betrachtung der beiden Fig. 5 und 6 hervor. Beide Figuren sind nach Eiern gezeichnet, welche ein und demselben Eisacke angehören. Es kann also kein Zweifel

darüber bestehen, daß das Ei in Fig. 6 das unmittelbar darauffolgende nächste Entwicklungsstadium des Eies in Fig. 5 darstellt. Dies berechtigt uns aber um so mehr zu dem Schlusse, daß die großen, unförmigen Brocken in Fig. 6 mit denen in Fig. 5 identisch sind, d. h. mit andern Worten, neben den neu entstehenden Ectosomen finden sich in der Körnchenzelle noch Überreste von den Ectosomen des letzten Teilungsschritts vor. Durch diese Feststellung ist dann aber auch der strikte Beweis erbracht, daß die neue Körnchenzelle vom körnchenführenden Produkte der alten abstammt.

Was für diesen Teilungsschritt in dieser Beziehung gilt, gilt auch, wie wir sehen werden, für die nächsten Teilungen: stets geht die neue Körnchenzelle aus dem körnchenführenden Produkte der alten Keimbahnzelle hervor, was immer unmittelbar dadurch bewiesen werden kann, daß sich in der jeweiligen Körnchenzelle noch Überreste der Körnchen des vorhergegangenen Stadiums in Form von größeren, aus mehreren Körnchen zusammengebackenen Brocken vorfinden.

Während der Phase der dicentrischen Wanderung der Chromosomenhälften (Fig. 7) beginnt nun auch das andre Merkmal, welches die Körnchenzelle auszeichnet, hervorzutreten: die Körnchenzelle weist gegenüber ihrer Schwesterzelle eine wenn auch bis jetzt noch geringe Phasendifferenz auf. Was die Ectosomen in diesem Stadium selbst betrifft, so zeigt sich wieder dieselbe Erscheinung wie bei der ersten Furchungsteilung, daß nämlich die Körnchenzellen während der Teilung noch eine ganz erhebliche Zunahme erfahren. Vergleiche Fig. 7 mit Fig. 6. Auch unsere alten Brocken sind noch in diesem vorgeschrittenen Stadium zu finden (Fig. 7).

Die Teilung endet mit der Doppelkernigkeit der neu entstehenden Furchungskerne (Fig. 9). Während dieser Vorgänge machen die Ectosomen auch hier wieder eine regressive Metamorphose durch, indem sie zu großen, formlosen Gebilden zusammenfließen (Fig. 9). Dieser Rückbildungsprozeß der Ectosomen beginnt schon im Stadium des Dispirems (Fig. 8), in welchem sich die an die Pole gerückten Spalthälften der Chromosomen eben zu den chromosomalen Teilbläschen oder Idiomeren umbilden.

Dritter Teilungsschritt.

(IV—VIII)-Zellenstadium.

Dieser Teilungsvorgang ähnelt in seinem äußeren Verlaufe im großen ganzen dem des letzten Stadiums. Auch hier gilt hinsichtlich des Schicksals der aus den Körnchen hervorgegangenen Brocken während der Ruhe-

zeit des Kernes das nämliche wie für das Stadium (II—IV): die Brocken werden allmählich vom Plasma resorbiert, jedoch nicht vollständig, so daß man durch die ganze Ruheperiode des Kernes hindurch immer noch einige dieser Brocken kontinuierlich verfolgen kann bis zu den Stadien, in denen wieder die neuen Ectosomen zum Vorschein kommen (Fig. 10, 11).

Die neuen Körnchen treten erstmals auf im Stadium der Diakinese (Fig. 10), es lassen sich also in bezug auf den Zeitpunkt des ersten Auftretens der Körnchen während der Teilungsvorgänge keine Abweichungen bei den einzelnen Furchungsteilungen konstatieren, wie denn auch im VIII—XVI-Zellenstadium derselbe Zeitpunkt des Auftretens eingehalten wird.

Der Umstand, daß in der neuen Körnchenzelle neben den neuen Ectosomen noch Überreste der alten Körnchen zu finden sind (Fig. 10 und 11, die großen Brocken sind die alten Körnchen, die kleinen Körnchen dagegen sind Neuprodukte), beweist wieder, daß die Keimbahnzelle dieses Stadiums vom körnchenführenden Produkte der letzten Körnchenzelle abstammt, und wir dürfen daher nunmehr den Satz aufstellen: Die Körnchenzellen stammen jeweils in direkter Deszendenz voneinander ab.

Die Verlangsamung der Teilungsgeschwindigkeit der Körnchenzelle gegenüber der Teilungsgeschwindigkeit der andern Blastomeren tritt nun in dem vorliegenden, dritten Teilungsschritte schon stärker hervor (Fig. 11). Man kann somit bei der Körnchenzelle eine immer größer werdende Phasendifferenz in den höheren Furchungsschritten konstatieren. Es ist dies dieselbe Erscheinung, die Ziegler (1895) auch am Nematodenei beobachten konnte. Ziegler fand dort, daß »die während der Furchung entstandene Differentiation der Zellen in ganz gesetzmäßiger Weise auch in den Teilungszeiten zum Ausdruck kommt«. Die bei einer Mutterzelle auftretende Verlangsamung der Teilung vererbt sich in immer stärkerem Maße auf ihre Nachkommen.

Auf Grund dieser Regel der differenten Teilungszeiten, oder wie man es in Anlehnung an Häcker nennen kann, die Regel der zunehmenden Phasendifferenz, lassen sich später, wie wir sehen werden, die Abkömmlinge der Körnchenzelle im weiteren Verlaufe der Entwicklung leicht und sicher verfolgen.

Eine Vergleichung der Fig. 11 mit Fig. 10 läßt wiederum eine Zunahme der neuen Außenkörnchensubstanz vom Stadium der Diakinese bis zur Asterphase erkennen.

Auch der dritte Teilungsschritt endet noch mit einer deutlichen Doppelkernigkeit der neuen Furchungskerne (Fig. 12). Ich möchte auf

diese Doppelkernigkeit der Furchungskerne hier deshalb noch besonders hinweisen, da diese Erscheinung in diesem Zellenstadium zum letztenmale an den ruhenden Furchungskernen zum Vorschein kommt. Nach Ende des vierten Furchungsschritts verschmelzen die Idiomeren nicht mehr zu Gonomeren (zu zwei Kernen), sondern das Endergebnis der Idiomerenverschmelzung ist ein einheitlicher Kern (Fig. 13).

Vierter Teilungsschritt.

(VIII—XVI)-Zellenstadium.

Bei diesem Teilungsvorgang bleibt die Körnchenzelle in ganz bedeutendem Maße in der Teilung hinter den übrigen Furchungszellen zurück. Diese Tatsache wird in dem Ei der Fig. 13a demonstriert. Sämtliche Zellen, mit Ausnahme der Körnchenzelle, sind längst wieder in den Ruhezustand zurückgekehrt, die Körnchenzelle dagegen hat erst das Stadium des Dispirems erreicht.

Wie ich schon angedeutet habe, endet der vierte Teilungsschritt nicht mehr mit einer Doppelkernigkeit der neuen Blastomerenkerne. An die Stelle dieser Erscheinung tritt aber eine andere, welche nach Häcker (1903) ebenfalls mit der Gonomerie im Zusammenhang stehen soll, nämlich das regelmäßige Auftreten von zwei Nucleolen in den eben gebildeten Furchungskernen (Fig. 13a und b). In allen jungen Kernen lassen sich ganz konstant zwei große Nucleolen beobachten, die dann aber in etwas älteren Kernen zu einem verschmelzen. Der Unterschied zwischen den ruhenden Furchungskernen dieses Stadiums und denjenigen der vorhergegangenen Stadien kommt auf den Präparaten sehr scharf zum Ausdruck: hier ein einheitlicher Kern mit zwei großen Nucleolen, dort zwei aneinandergeschmiegte Kerne mit zahlreichen, kleineren Nucleolen. Vergleiche die Fig. 12 und 13.

Im Ei der Fig. 13b ist die Teilung der Körnchenzelle nun auch abgeschlossen, das Plasma des einen Teilprodukts ist ganz erfüllt mit den Überresten der von der Teilung herrührenden Ectosomen.

Fünfter Teilungsschritt.

Der Keim kann jetzt schon als Blastula bezeichnet werden (Fig. 14); denn im Innern desselben tritt eine ansehnliche Furchungshöhle auf, sodann nehmen die Blastomeren eine Art kegelförmiger Gestalt an, wobei der verjüngte Teil der Zellen gegen die Furchungshöhle gerichtet ist, und endlich rücken die Zellkerne mehr und mehr an die Oberfläche des Keimes (Fig. 14).

Während bei den vorangegangenen Furchungsteilungen alle Zellen mehr oder weniger zu gleicher Zeit in Teilung traten, und nach Abschluß der Teilung der Keim stets die doppelte Zahl von Blastomeren aufwies als vor der Teilung, ergeben sich von diesem Teilungsschritte an größere Unregelmäßigkeiten in bezug auf die Teilungsgeschwindigkeit der einzelnen Blastomeren. Man ist deshalb genötigt, für die jetzt folgenden Teilungsschritte verschiedene Unterabteilungen zu machen. In der Bezeichnungsweise dieser Unterabteilungen schließe ich mich durchaus derjenigen an, welche Häcker bei *Cyclops viridis* zur Benennung ebensolcher Unterabschnitte zur Anwendung brachte.

Die Bestimmung des jeweiligen Zellenstadiums bereitet jetzt auch einige Schwierigkeit. Bei den ersten Furchungsteilungen des Eies läßt sich ohne weiteres auf den Schnitten bestimmen, welches Zellenstadium man vor sich hat; vom fünften Teilungsschritte an ist jedoch eine genaue Feststellung des Zellenstadiums nicht mehr so einfach. Um hier zu genauen Resultaten zu gelangen, ist natürlich ein genaues Verfolgen und Zählen der einzelnen Kerndurchschnitte auf den aufeinanderfolgenden Schnitten, von denen bei der Schnittdicke von 10 μ 7—10 auf ein Ei kamen, nötig[1]). Ich gehe nun über zur Beschreibung der einzelnen Unterabschnitte unseres vorliegenden Teilungsschritts.

XVI—(XXVIII, E, S).

Wie diese Formel ausdrückt, teilen sich von den 16 Zellen zunächst nur deren 14, welche aber auch unter sich wieder kleinere und größere Phasenunterschiede aufweisen (Fig. 14). In ganz auffallender Weise bleiben aber in der Teilung zwei Zellen zurück: es sind dies die beiden Zellen, die ich mit den Buchstaben *E* und *S* bezeichnet habe. Die Kerne dieser Zellen weisen noch ein typisches Ruhestadium auf.

Nach der oben besprochenen Regel der zunehmenden Phasendifferenz darf man mit Recht den Schluß ziehen, daß diese zwei Zellen, welche so auffallend in der Teilung hinter den übrigen Blastomeren zurückbleiben, die Abkömmlinge der Körnchenzelle des Stadiums (VIII—XVI) sind; denn wie wir dort gefunden haben, teilt sich ja die Körnchenzelle erst, nachdem die andern Zellen wieder in die Ruheperiode eingetreten sind. Diese enorm verspätete Teilung der Körnchenzelle im (VIII—XVI)-Zellenstadium bedingt nun in ganz natürlicher Weise, daß die Produkte dieser Zelle bei dem nächstfolgenden Teilungsschritte ebenfalls sehr bedeutend den andern Blastomeren nachstehen.

[1]) Eine besondere Methode zur Feststellung des jeweiligen Zellenstadiums hat Häcker in seiner »Keimbahn von *Cyclops*« (Seite 87) angegeben.

Jetzt handelt es sich noch darum, festzustellen, welche von den beiden Zellen die neue Keimbahnzelle, beziehungsweise die Zelle ist, welche nach der Teilung der letzten Körnchenzelle die Körnchen als Mitgift erhalten hat. Unsere Fig. 14 kann uns auch darüber Auskunft geben. Im Plasma der mit *S* bezeichneten Zelle findet man nämlich dunkler gefärbte, fleckige Partien. Diese sind zweifellos nichts andres als die in Auflösung begriffenen alten Ectosomen der letzten Körnchenzelle. Greifen wir noch einmal auf das XVI-Zellenstadium zurück, so sehen wir im Ei der Fig. 13b, bei dem die Teilung der Keimbahnzelle vollzogen ist, noch sehr deutlich die im ganzen Plasma des körnchenführenden Produkts zerstreut liegenden, aus den Ectosomen hervorgegangenen Brocken. Allmählich werden diese Brocken vom Plasma aufgelöst und resorbiert, wovon die in der *S*-Zelle der Fig. 14 auftretenden Flecken Zeugnis ablegen.

Es unterliegt daher keinem Zweifel, daß die *S*-Zelle in Fig. 14 vom körnchenführenden Produkte der letzten Ectosomenzelle abstammt, wogegen die *E*-Zelle nach dem obigen das körnchenfreie Produkt repräsentiert.

Wie erwähnt, befinden sich die Kerne beider Zellen noch in tiefster Ruhe zu einer Zeit, wo die übrigen Blastomeren in der Teilung bereits weit voran sind. Bei einer Betrachtung der Kerngerüste der zwei Kerne fällt auch die verschiedene Beschaffenheit derselben auf. Während der Kern der *E*-Zelle sich in keiner Weise von dem normalen Typus eines ruhenden Kernes unterscheidet, hebt sich dagegen das Kerngerüst des Kernes der *S*-Zelle infolge der Nichttingierbarkeit des Kernsafts sehr stark hervor. Auch fehlen dem Kern gewöhnlich größere Nucleolen.

Das Schicksal der *S*- und *E*-Zelle läßt sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung infolge der immer größer werdenden Phasendifferenzen ganz genau verfolgen. Wir werden sehen, daß aus der *S*-Zelle später direkt die beiden Urgeschlechtszellen hervorgehen, während die *E*-Zelle zum größten Teil das Entodermmaterial liefert. Man kann hiernach die *S*-Zelle als letzte »Stammzelle« der Urgenitalzellen bezeichnen, während die *E*-Zelle als Urentodermzelle aufzufassen ist.

(XXVIII, E, S)—(XXVIII, 2 E, S).

Nachdem alle 28 Kerne in die Ruheperiode eingetreten sind, beginnt auch die *E*-Zelle, sich in die Zellen E_1 und E_2 zu teilen (Fig. 15a und 15b). Die Richtung der Teilungsfigur der *E*-Zelle liegt tangential zur Eioberfläche, aber senkrecht zur Verbindungslinie der *E*- und *S*-Zelle. Im Oberflächenschnitt (Fig. 15a) ist demnach nur die eine Hälfte der Spindel-

figur der *E*-Zelle getroffen, die zweite Hälfte folgt auf dem nächsten Schnitt (Fig. 15b). Die *S*-Zelle, die noch immer an den halbaufgelösten Brocken im Plasma zu erkennen ist, macht noch keine Miene, ihr Ruhestadium mit einer Teilung zu vertauschen (Fig. 15a).

Sechster Teilungsschritt.

Vor Beginn dieser neuen Furchungsteilung besteht unser Keim aus 28 unter sich indifferenten Zellen, den Ectodermzellen, sodann aus den zwei Entodermzellen E_1 und E_2 und endlich aus der Stammzelle *S* der beiden Urgeschlechtszellen, im ganzen somit zusammen aus 31 Zellen. Nun beginnt der sechste Teilungsschritt, der zunächst das Stadium

(XXVIII, 2 E, S)—(LVI, 2 E, S)

einleitet. Wie beim letzten Teilungsakte, so treten auch hier wieder nicht alle Ectodermzellen zu gleicher Zeit in Teilung; die Phasenunterschiede zwischen den einzelnen Zellen sind oft ganz beträchtliche. Während manche Kerne schon das Dispirem aufweisen, befinden sich andre noch im Asterstadium (Fig. 16a). In einer der Asterfiguren ist es mir nun auch gelungen, die Zahlenverhältnisse der Chromosomen genau zu studieren. In Fig. 16b habe ich die betreffende Äquatorialplatte in etwas vergrößertem Maßstabe dargestellt. Es sind hier ziemlich deutlich elf längsgespaltene, hufeisenförmige Chromosomen zu zählen. Aus dieser ungeraden Zahl scheint also hervorzugehen, daß das Heterochromosom des Eikerns unter der Voraussetzung, daß der Samenkern fünf normale Chromosomen mit in das Ei bringt, auch während der Furchung als ein vollständiges Chromosom fortbesteht[1]). Irgend bedeutendere Größenunterschiede unter den elf Chromosomen konnte ich nicht auffinden: alle elf Chromosomen sind untereinander annähernd gleichgroß, jedenfalls läßt sich ein durch seine geringe Größe auffallendes Chromosom nicht konstatieren.

Die beiden Entodermzellen E_1 und E_2, von denen auf dem Medianschnitt Fig. 16a nur die eine getroffen ist, verharren noch im Ruhezustand, und auch die *S*-Zelle, in der sich immer noch Spuren von der Auflösung der alten Ectosomen finden, ist noch weit davon entfernt, in eine Teilung einzutreten.

(LVI, 2 E, S)—(LVI, 4 E, S).

Die Kerne der jetzt auf die Zahl 56 angewachsenen Ectodermzellen besitzen alle das ruhende Kerngerüst, und nunmehr beeilen sich auch die

[1]) Auch in den Kernen der beiden Urgeschlechtszellen fand ich elf deutliche, unter sich annähernd gleich große Chromosomen (siehe unten).

zwei Entodermzellen, den sechsten Teilungsschritt nachzuholen. Der Oberflächenschnitt Fig. 17 zeigt die zwei *E*-Zellen in voller Teilung begriffen. Die Stammzelle *S* dagegen verharrt noch im Bläschenstadium.

(LVI, 4 E, S)—(LVI, 4 E, 2 Ug).

Sobald die beiden *E*-Zellen ihre Teilung abgeschlossen haben, rückt endlich die *S*-Zelle, nachdem sie ihre Teilung um zwei volle Teilungsperioden zurückgehalten hat, in die Phase des Muttersterns ein, um sich in die beiden definitiven Urgenitalzellen zu teilen (Fig. 18). Bei diesem fünften Teilungsschritte der Stammzelle treten im Plasma wieder stark färbbare Körnchen auf. Während aber bei den vier ersten Teilungsakten der Keimbahnzelle die Körnchen jeweils im Umkreise nur eines Spindelpols der Zelle sich ansammelten, finden wir sie hier im ganzen Zellraum gleichmäßig zerstreut. Ich werde in einem späteren Abschnitte im allgemeinen Teil auf diese Verschiedenheit noch näher zu sprechen kommen, vorerst sei die Tatsache festgestellt, daß bei der Teilung der letzten Stammzelle im Gegensatz zu deren früheren Teilungen die Ectosomen im ganzen Zellraum auftreten.

Die Teilprodukte der *S*-Zelle sind, wie ich bereits angegeben habe, und wie der weitere Verlauf der Entwicklung erweisen wird, tatsächlich die beiden definitiven Urgeschlechtszellen. Im Ei der Fig. 19, in welchem die neue Furchungsteilung schon begonnen hat, ist die Teilung der *S*-Zelle vollkommen abgeschlossen, und wir erkennen unter anderm die zwei *Ug*-Zellen auch an den im Zellplasma in Auflösung begriffenen alten Körnchen. Das Ei der Fig. 19 ist demselben Eisack entnommen, dem auch das Ei in Fig. 18 angehört. Der Teilungsakt der *S*-Zelle läßt sich daher bis zur definitiven Bildung der *Ug*-Zellen innerhalb des gleichen Eisacks kontinuierlich verfolgen, was die Bestimmung der *Ug*-Zellen als Produkte der *S*-Zelle um so mehr erleichtert und sicherstellt.

Ehe ich zur Beschreibung des nächsten, siebenten Furchungsschritts übergehe, habe ich zuvor noch einen besonderen Fall zu besprechen, in welchem die Stammzelle *S* viel früher zur Teilung schreitet als beim letzt beschriebenen Fall. In Fig. 20 ist dieser Ausnahmefall demonstriert. Das betreffende Ei befindet sich im Übergang vom XXXII- zum LXIV-Zellenstadium. Die Blastomeren zeigen die verschiedenen Teilungsphasen mit Ausnahme zweier Zellen, deren Kerne noch das ruhende Kerngerüst aufweisen. Es sind dies die beiden *E*-Zellen. Diese umgreifen die *S*-Zelle, welche also hier schon in voller Teilung begriffen ist. Die Ectosomen nehmen wieder den ganzen Umkreis der Teilungsfigur in Anspruch. Die Folge dieser frühen Teilung der *S*-Zelle ist dann, daß im nächsten Sta-

dium, im LXII-Zellenstadium, also in dem Stadium, in welches in den meisten Fällen erst die Teilung der *S*-Zelle fällt, sich schon die beiden definitiven Urgeschlechtszellen vorfinden (Fig. 21). In bezug auf den Zeitpunkt der Teilung der *S*-Zelle bestehen somit unter den einzelnen Eiern geringe individuelle Schwankungen. Bei den einen Eiern, welche aber in der Minderzahl sind, teilt sich die Stammzelle *S* um einen halben Teilungsschritt früher als bei den andern Eiern. Im wesentlichen wird natürlich dadurch an der Bildung der beiden *Ug*-Zellen nichts geändert: in beiden Fällen gehen direkt aus der Teilung der *S*-Zelle die zwei definitiven Urgenitalzellen hervor. Vergleiche die Figurenreihe 18—21.

Sowohl in Fig. 20 als auch in Fig. 21 bemerkt man den zweiten Richtungskörper innerhalb des Eies. In Fig. 20 ist er sogar innerhalb der *S*-Zelle zu sehen. Wie schon Häcker in seinen ersten Arbeiten beschrieben hat, und wie ich es bestätigen kann, wird der zweite Richtungskörper, nachdem er bei der Richtungskörperbildung aus dem Ei ausgestoßen wurde, später wieder vom Eiplasma aufgenommen, dabei ist er sehr oft in der Nachbarschaft der Keimzellen anzutreffen. Auf die Beziehungen des Richtungskörpers zu den Körnchenzellen werde ich im allgemeinen Teile noch ausführlicher zurückkommen.

Siebenter Teilungsschritt.

(LVI, 4 E, 2 Ug)—(CXII, 4 E, 2 Ug).

Die Blastula besteht jetzt vor Eintritt der Teilung aus 56 Ectodermzellen, 4 Entodermzellen und den beiden Urgeschlechtszellen *Ug*. Dieser neue Teilungsschritt ergreift zunächst nur diejenigen Ectodermzellen, welche der den *Ug*-Zellen gegenüberliegenden Eihälfte angehören (Fig. 19), um sich dann von hier aus über den ganzen Zellenhaufen wellenartig zu verbreiten. Die Urgeschlechtszellen selbst stehen nicht mehr im Verbande mit den Blastodermzellen, sondern lagern etwas tiefer, der Furchungshöhle zu (Fig. 19). Daß im Plasma der *Ug*-Zellen in diesem Stadium noch Spuren der Auflösung der Ectosomen wahrzunehmen sind, habe ich schon erwähnt. Ganz eigentümlich ist das Verhalten der chromatischen Substanz in den Urgeschlechtszellkernen. Anstatt eines fadenförmigen Kerngerüstes, wie es andere Kerne normalerweise nach einer Teilung aufweisen, ist die gesamte färbbare Substanz in diesen Kernen in schleifenförmigen Gebilden angeordnet, so daß das Ganze den Eindruck eines Knäuelstadiums hervorruft (Fig. 19).

Dieses eigentümliche Verhalten der chromatischen Substanz der Kerne, sowie die besondere Lage der *Ug*-Zellen im Innern des Embryos

ermöglichen es, daß diese Zellen während der weiteren Entwicklungsstadien ohne weiteres sicher und bequem erkannt und verfolgt werden können.

(CXII, 4 E, 2 Ug)—(CXII, 8 E, 2 Ug).

Nach und nach beginnen die Teilungen des siebenten Furchungsschritts auf die den *Ug*-Zellen benachbarten Blastomeren überzugreifen, und zuletzt kommt die Teilung an die vier Entodermzellen (Fig. 22). Drei dieser in Teilung begriffenen *E*-Zellen sind vom Schnitte getroffen, die vierte liegt tiefer und folgt erst auf dem nächsten Schnittbilde. In den beiden etwas tiefer gelegenen Zellen mit der eigenartigen Anordnung der chromatischen Substanz ihrer Kerne erkennen wir wieder die zwei Urgeschlechtszellen. Das nächste Stadium, in welchem nunmehr alle Zellen mit Ausnahme der *Ug*-Zellen den siebenten Furchungsschritt vollendet haben, zeigt die Fig. 23. Im ganzen besteht nun der Keim aus 120 Zellen und den beiden Urgeschlechtszellen (Fig. 33). Mit dem siebenten Teilungsschritt endet der eigentliche Furchungsprozeß, indem durch den nächsten Furchungsschritt der Prozeß der Gastrulation eingeleitet wird.

Achter Teilungsschritt.

(CXX, 2 Ug)—(CCXL, 2 Ug).

Wieder beginnt zuerst die Rückenseite des Embryos, wie man jetzt den den *Ug*-Zellen gegenüberliegenden Teil der Blastula bezeichnen kann, mit der Teilung. Diese ergreift vorerst nacheinander sämtliche Zellen mit Ausnahme einer Gruppe von 10—12, auf der Ventralseite des Embryos gelegenen Zellen, welche sich durch ihre besondere Gestalt scharf von den übrigen Zellen abheben (Fig. 24). Diese Zellen, unter denen die acht Entodermzellen zu suchen sind, sind zu langen Prismen zusammengedrückt. In dem der Eioberfläche zugekehrten Ende beherbergen sie den Kern, während das andre Ende der Zellen weit in die Furchungshöhle hinein vorspringt. Die beiden Urgeschlechtszellen werden von diesen Zellen korbartig umfaßt (Fig. 24).

Die lang-prismatische Gestalt dieser Zellen ist wohl eine Folge der großen Spannung, welche die sich teilenden Ectodermzellen auf die in der Teilung zurückbleibenden ventralen Zellen ausüben. Die Grenze zwischen diesem Entodermpfropf und dem Ectoderm ist eine vollkommen scharfe (Fig. 24). Oben habe ich angedeutet, daß unter dem Entodermpfropf jene acht, während des letzten Stadiums gebildeten Entodermzellen sich befinden. Diese Annahme läßt sich ohne weiteres aus der

Regel der zunehmenden Phasendifferenz entnehmen: jene Entodermzellen, die schon beim siebenten Teilungsschritte zuletzt bei der Teilung an die Reihe kamen, werden auch jetzt wieder unter der Zellgruppe zu suchen sein, welche beim vorliegenden achten Teilungsschritt im Rückstand ist. Außer diesen acht Entodermzellen umfaßt der Entodermpfropf noch einige andre Zellen, über deren Herkunft ich aber keine näheren Angaben machen kann. Ich kann nur soviel sagen, daß sie von Zellen abstammen, welche der nächsten Nachbarschaft der Entodermzellen angehören.

Allmählich greifen die Teilungsvorgänge auch auf die Zellen der Entodermgruppe über, und nach Abschluß dieser Teilung besteht dann der Keim aus 240 Zellen und den beiden Urgeschlechtszellen (Fig. 25). Einige Zellen des Entodermpfropfes gelangen nach der Teilung infolge Raummangels nicht mehr an die Peripherie des Keimes, sie werden deshalb etwas in die Tiefe gedrängt, wo sie die zwei *Ug*-Zellen umgeben (Fig. 25).

Die Urgeschlechtszellen nehmen in diesem Stadium im Gegensatz zu den vorhergehenden Stadien eine etwas andre Gestalt an. Während sie bis dahin eine etwas längliche Form besaßen (Fig. 21—24), runden sie sich mehr und mehr ab (Fig. 25). Auch im Aufbau der chromatischen Substanz der Kerne läßt sich eine Änderung erkennen. Die frühere, nicht recht definierbare Knäuelfigur löst sich nach und nach auf in deutlich getrennte, kurze, noch etwas verschwommene, schleifenförmige Gebilde (Fig. 25).

Neunter Teilungsschritt.
(CCXL, 2 Ug)—(CDLXXX, 2 Ug).

Dieser neunte Teilungsschritt hat den eigentlichen Gastrulationsprozeß im Gefolge. Die Zellen der Rückenseite des Keimes teilen sich wieder zuerst, und in dem Maße, als sich die Teilung über das Ectoderm verbreitet, erfolgt durch den Druck, der von den sich teilenden Ectodermzellen ausgeht, die Einstülpung der gesamten Entodermgruppe. Der Medianschnitt Fig. 26a zeigt diesen Vorgang besonders deutlich. In dieser Figur ist die Teilung eben bis zu den am Rande des Blastoporus stehenden Eckzellen gelangt, und indem die Teilung auch auf die Entodermzellen selbst übergreift, schreitet die Einstülpung immer mehr fort.

Da nun dieser Einstülpung der Entodermplatte sich aber die zwei *Ug*-Zellen entgegenstellen, so kommt es zu einer typischen Bechergastrula (Fig. 26a). Die Urgeschlechtszellen liegen wie in einem Becher, der von den Entodermzellen gebildet wird.

In den Kernen der Genitalzellen haben sich inzwischen weitere Veränderungen vollzogen. Die schon im letzten Stadium gebildeten, aber noch etwas unsicheren Chromatinschleifen haben sich jetzt zu deutlichen Chromosomen verdichtet. In Fig. 26b ist eine von den beiden Genitalzellen mit ihrem Kern etwas vergrößert dargestellt. Es lassen sich auf diesem Bilde elf scharf getrennte schöne Chromosomen mit aller Sicherheit konstatieren. Diese Feststellung ist von großer Wichtigkeit, da dadurch der Beweis erbracht ist, daß die Kerne der zwei Urgeschlechtszellen nicht die reduzierte Zahl, die Zahl 5 + 1 der biserialen Anordnung, sondern die volle Chromosomenzahl 11, die ich auch schon früher im Kern einer Furchungszelle auffinden konnte, enthalten. Größenunterschiede unter den elf Chromosomen lassen sich nicht nachweisen.

Es liegt kein Grund vor, die in Fig. 26b abgebildeten chromatischen Gebilde nicht als typische Chromosomen zu betrachten; denn man kann sich sonst für die in Form und Aussehen an normale Chromosomen erinnernde Gebilde kaum eine andre Erklärung denken. Es bleibt allerdings auffallend, daß in diesem Stadium eine Herausbildung von Chromosomen stattfindet, da, wie wir sehen werden, in nächster Zeit keine Teilung der *Ug*-Zellen erfolgt. Doch wissen wir ja aus den Vorstadien der Eibildung, daß das Keimbläschen zur Zeit des diakinetischen Stadiums ebenfalls Chromosomen ausbildet, ohne daß gleich eine Teilung des Kernes darauf einsetzt. Überhaupt besitzen die kerngeschichtlichen Vorgänge, die sich in den Urgeschlechtszellen abspielen, große Ähnlichkeit mit denen im Keimbläschen. Die nach der Bildung der *Ug*-Zellen in deren Kernen anstatt des fadenförmigen Kerngerüstes hervortretende Knäuelfigur kann als eine dem Knäuel des Kernes der in die Wachstumszone eintretenden Ovocyte ähnliche Bildung aufgefaßt werden. Und wenn dann in den Geschlechtszellkernen die Knäuelfigur nach und nach in normale Chromosomen übergeht, die in loser Anordnung im Kernraume verteilt sind, so erinnert dieses Stadium wiederum sehr an das diakinetische Stadium des Keimbläschens.

Das fernere Schicksal der Urgeschlechtszellen während des Larvenstadiums bis zur Gonadenanlage.

Nach dem neunten Teilungsschritt erfolgt kein einheitlich durchgeführter Teilungsakt mehr, der sich auf alle Zellen des Embryos in gleichmäßiger Weise erstreckt. Die Teilungen der einzelnen Zellgruppen erfolgen jetzt ganz unabhängig voneinander.

Die Urgeschlechtszellen sind in den nun folgenden Stadien immer leicht und sicher zu erkennen sowohl an ihrer Lage im Innern des Embryos und ihrer Größe, welche die der Somazellen bedeutend übertrifft, als auch an dem eigentümlichen Verhalten der chromatischen Substanz ihrer Kerne. Wie uns vom letzten Stadium her bekannt ist, hat sich die chromatische Stubstanz in den Urgeschlechtszellkernen in Form von typischen Chromosomen angeordnet; bald jedoch gehen weitere Veränderungen in den zwei Kernen vor sich. Die Chromosomen verkürzen sich sehr stark, und das Endergebnis dieses Verkürzungsprozesses stellen Gebilde dar, welche mit den Vierergruppen, die in der biserialen Anordnung auftreten, zu vergleichen sind (Fig. 27a). Man kann nämlich manchmal deutlich wahrnehmen, wie diese Gebilde durch zwei aufeinander senkrecht stehende Kerben in vier Chromatinportionen geteilt sind (Fig. 27a).

Dieser Befund ist nun weiterhin insofern interessant, als Schiller (1908 und 1909) in seiner Arbeit über »Künstliche Erzeugung ‚primitiver' Kernteilungsformen bei *Cyclops*« ebenfalls zwei Urgeschlechtszellkerne von *Cyclops strenuus* abgebildet hat, welche so ziemlich ähnliche vierteilige Chromatingebilde aufweisen, wie ich sie eben beschrieben habe. Schiller glaubt, die Entstehung dieser »Vierergruppen« bei seinem Objekte auf die Wirkung eines mechanischen Reizes (er hat die betreffenden Eisäcke zuvor mit einem Messer angeschnitten und dann die Tiere mit den so behandelten Eisäcken noch 2—3 Stunden weiter leben lassen) zurückführen zu können. Durch meine Befunde bei *C. fuscus* var. *distinctus* wird aber eine solche Auffassung zum mindesten zweifelhaft, da, wie ich oben zeigen konnte, ähnliche Gebilde in den Urgeschlechtszellkernen auch ohne mechanische Eingriffe entstehen.

Ferner hat Schiller in seiner Figur nur elf derartige Vierergruppen abgebildet; diese Zahl würde also, da die normale Chromosomenzahl von *C. strenuus* 22 beträgt, der reduzierten Chromosomenzahl entsprechen. Dies würde aber meiner Angabe, nach welcher die Urgeschlechtszellen von *C. fuscus* var. *distinctus* die volle Chromosomenzahl enthalten, widersprechen. Da ich nun nicht annehmen kann, daß das Anschneiden der Eisäcke eine Reduktion der Chromosomenzahl in den Urgeschlechtszellkernen zur Folge hat, so möchte ich vermuten, daß die beiden von Schiller abgebildeten Urgeschlechtszellen nicht einem Ei von *C. strenuus* angehören, sondern vielmehr einem *C. fuscus* var. *distinctus*-Ei. Zu dieser Annahme halte ich mich um so mehr berechtigt, als ich in den Urgeschlechtszellkernen von *Cyclops insignis*, also dem allernächsten Verwandten des *Cyclops strenuus*, der namentlich in der Chromosomenzahl

mit *C. strenuus* übereinstimmt, ungefähr 22 jener vierteiligen Chromatingebilde auffinden konnte. In Fig. 27c habe ich den Kern einer Urgeschlechtszelle von *C. insignis* abgebildet. Infolge der dichten Aneinanderlagerung mehrerer »Vierergruppen« lassen sich nicht genau 22 »Vierergruppen« feststellen, immerhin läßt sich aber aus dem Bilde soviel mit aller Deutlichkeit entnehmen, daß es mehr als elf solcher vierteiligen Gebilde sind.

Wir kehren jetzt wieder zu unserm Objekte zurück. Die »Vierergruppen« in den Urgeschlechtszellkernen bleiben als solche nicht lange bestehen. Zunächst verteilen sich diese auf zwei vollständig von einander getrennte Gruppen, alsdann verlieren sie allmählich ihre Form, und ungefähr im Stadium des dreigliedrigen Embryos findet sich die gesamte färbbare Substanz der Kerne in zwei gleich großen, scharf voneinander getrennten, dichten knäuelförmigen Figuren angesammelt (Fig. 27b). In diesem Zustande überdauern die zwei Urgeschlechtszellen das gesamte Nauplius- und Larvenstadium bis zu dem Zeitpunkte, wo aus ihnen durch Teilung die Gonadenanlage hervorgeht. Den Beweis, daß tatsächlich aus den zwei als Urgeschlechtszellen bezeichneten Zellen die Geschlechtsorgane ihre Entstehung nehmen, werde ich bei Besprechung einer andern Species, *Diaptomus coeruleus*, erbringen.

Kurzer Rückblick auf die bei C. f. v. distinctus gewonnenen Ergebnisse.

In kurzem Überblick ergeben sich für die Entwicklung der Keimbahn bei *C. fuscus* var. *distinctus* folgende festgegründete Tatsachen:

1. Während der ersten Furchungsteilungen ist eine bestimmte Folge von Zellen, die Keimbahn, durch das Auftreten von Körnchen, die sich bei der Teilung jeweils um einen Spindelpol der Teilungsfigur ansammeln, gekennzeichnet.

2. Die Körnchen oder Ectosomen entstehen immer erstmals während des Stadiums der Diakinese, vermehren sich während der nächst folgenden Phasen noch bedeutend und verschmelzen gegen das Ende der Teilung zu größeren, unförmigen Brocken, welche allmählich während der Ruheperiode der Zelle aufgelöst werden.

3. Die neue Körnchenzelle geht stets vom körnchenführenden Produkte der alten Körnchenzelle hervor, was direkt dadurch bewiesen werden kann, daß sich in der neuen Körnchenzelle immer noch unaufgelöste Überreste der Ectosomen der alten Körnchenzelle vorfinden; alle Körnchenzellen stammen somit in direkter Linie von einander ab.

4. Vom II-Zellenstadium an bleibt die Körnchenzelle immer in der Teilung hinter den andern Furchungszellen zurück; es ergibt sich eine Phasendifferenz, welche in immer stärkerem Maße in den höheren Furchungsteilungen zunimmt.

5. Aus dem körnchenführenden Produkte der Körnchenzelle des vierten Teilungsakts, der Stammzelle *S*, gehen, nachdem diese sich an dem fünften Furchungsschritte nicht beteiligte, gegen Ende des sechsten, im LX-Zellenstadium, die beiden definitiven Urgeschlechtszellen hervor; bei dieser Teilung der *S*-Zelle erscheinen die Ectosomen im ganzen Zellraume.

6. In Ausnahmefällen beginnt die *S*-Zelle sich etwas früher zu teilen, nämlich schon während des Übergangs des XXX- zum LX-Zellenstadium.

7. Die Urgeschlechtszellen verlieren den Verband mit dem Blastoderm, sie werden allmählich in die Tiefe gedrängt.

8. Die chromatische Substanz der Urgeschlechtskerne macht eine Reihe von Veränderungen durch, welche sehr an die Vorgänge im Keimbläschen erinnern. Aus dem fadenförmigen Knäuel, welcher anstatt eines fadenförmigen Gerüstwerks nach der Teilung der *S*-Zelle in den Geschlechtskernen auftritt, bilden sich nach und nach deutlich geformte Chromosomen heraus. Die Zahl dieser Chromosomen entspricht der Normalzahl 11 der Chromosomen bei *C. fuscus* var. *distinctus*. Bald verkürzen sich die Chromosomen zu allerdings etwas undeutlichen »Vierergruppen«, welche sich dann ihrerseits im Kernraume in zwei Gruppen scheiden, die sich zu dichten Fadenknäueln umbilden. In dieser Form der Anordnung der chromatischen Substanz persistieren die Urgeschlechtszellen längere Zeit im Embryo.

Cyclops viridis Jurine

Diese Form diente Häcker (1897) als Objekt bei seinen Studien über die Differenzierung der Geschlechtszellen des *Cyclops*-Eies. Die Verhältnisse, die sich bei *C. viridis* finden, weichen nun in mancher Beziehung von denen bei *C. fuscus* var. *distinctus* ab. In erster Linie verschwinden nämlich bei *C. viridis* die Überreste der Ectosomen während der Kernruhe vollständig, so daß in der neuen Körnchenzelle von alten Körnchen nichts mehr zu sehen ist. Häcker konnte deshalb auch nur auf indirektem Wege beweisen, daß die neue Körnchenzelle von der des letzten Stadiums abstammt. Die Regel der zunehmenden Phasendifferenz kam ihm dabei zu Hilfe. Die Körnchenzellen teilen sich auch bei *C. viridis* etwas langsamer als die übrigen Blastomeren, und zwar nimmt diese Phasendifferenz

in den höheren Furchungsstadien immer mehr zu. Daraus zog Häcker mit Recht den Schluß, daß alle Körnchenzellen jeweils in direkter Linie voneinander abstammen; die Frage aber, ob dabei das körnchenführende Produkt oder das körnchenfreie die neue Körnchenzelle abgibt, mußte er unentschieden lassen.

Infolge des besonders günstigen Umstandes, daß bei *C. fuscus* var. *distinctus* die Keimbahnzellen immer noch Überreste der alten Körnchen in sich schließen, konnte ich den ersten Punkt voll bestätigen; den zweiten Punkt aber konnte ich dahin entscheiden, daß die neue Körnchenzelle stets vom körnchenführenden Produkte der alten abstammt.

Was die Bildung der Urgeschlechtszellen betrifft, so nimmt diese nach der Beschreibung Häckers bei *C. viridis* einen etwas andern Verlauf als bei *C. fuscus* var. *distinctus*. Nach Häcker erfolgt die Bildung der *Ug*-Zellen bei *C. viridis* folgendermaßen: Die Stammzelle *S* der Urgeschlechtszellen, welche bei *C. viridis* erst gegen Ende des fünften Teilungsschritts gebildet wird, tritt, nachdem sie den sechsten Teilungsakt ausfallen ließ, am Schluß des siebenten Furchungsschritts in Teilung ein. Die Ectosomen, die dabei auftreten, erfüllen den ganzen Zellraum. Während ich nun aber bei *C. fuscus* var. *distinctus* nachweisen konnte, daß die Produkte der *S*-Zelle schon die definitiven *Ug*-Zellen darstellen, versuchte Häcker zu beweisen, daß die Teilung der *S*-Zelle zunächst zu einer *A*- und *B*-Zelle führe. Während die *B*-Zelle in den Verband der Blastodermzellen zurückkehre und dort nicht mehr weiter verfolgt werden könne, rücke die *A*-Zelle in die Tiefe, wo sie während des achten Furchungsschritts durch Teilung erst die beiden Urgeschlechtszellen liefere. Bei dieser Teilung der *A*-Zelle erscheinen dann wieder Körnchen im ganzen Umkreise der Teilungsfigur. Nach Häcker würde also die Stammzelle *S* zuerst eine »vorbereitende« Teilung ausführen, welche zu der »primären Urgenitalzelle« *A* führt. Wir werden später im allgemeinen Teile erfahren, warum eine solche »vorbereitende« Teilung der *S*-Zelle gar nicht verständlich wäre, und ich konnte deshalb auch kaum annehmen, daß die Bildung der *Ug*-Zellen bei *C. viridis* in einem so wesentlichen Punkte von andern Arten abweiche. Ich konnte nämlich noch bei mehreren Formen (*Cyclops albidus*, *C. fuscus* und *Diaptomus coeruleus*) nachweisen, daß bei diesen ebenfalls die *S*-Zelle direkt die *Ug*-Zellen liefert. Ich habe deshalb die Entwicklung der Urgeschlechtszellen bei *C. viridis* nachuntersucht und konnte mich dabei überzeugen, daß eine vorbereitende Teilung der *S*-Zelle im Sinne Häckers nicht stattfindet, sondern daß die *Ug*-Zellen direkt aus der *S*-Zelle entstehen.

Bei *C. viridis* erfolgt die Bildung der *E*- und *S*-Zellen erst während des fünften Teilungsschritts (bei *C. fuscus* var. *distinctus* schon im vierten Teilungsakt). Die den bei *C. fuscus* var. *distinctus* entsprechenden Stadien sind deshalb bei *C. viridis* jeweils um einen Teilungsschritt vorgeschoben. Beim sechsten Furchungsschritt teilen sich alle Zellen, auch die *E*-Zelle, mit Ausnahme der *S*-Zelle, welche mit der Teilung aussetzt. Die Endphase des siebenten Teilungsschritts, das Stadium (CXX, 2 *E*, *S*)—(CXX, 4 *E*, *S*) zeigt uns Fig. 28. Die zwei *E*-Zellen befinden sich eben in Teilung, während die etwas tiefer gelegene *S*-Zelle immer noch in tiefster Ruhe verharrt. Nach Häcker würde nun in diesem Stadium die *S*-Zelle ebenfalls in Teilung treten, doch habe ich auf sehr vielen Präparaten die *S*-Zelle in dieser Zeit nie in Teilung angetroffen. Auch während der beiden nächsten Stadien, der Stadien (CXXIV, *S*) (Fig. 29) und (CXXIV, *S*)-(CCXLVIII, *S*), Anfangsphase des achten Teilungsschritts (Fig. 30), findet man die *S*-Zelle noch im Ruhezustand; erst gegen Ende des achten Teilungsschritts im Stadium (CXXIV, *S*)—(CCXLVIII, 2 *Ug*), teilt sie sich in die beiden Urgeschlechtszellen, wobei Körnchen wieder allseitig im Plasma auftreten (Fig. 31a).

Aus dieser Darstellung geht also hervor, daß die Bildung der Urgeschlechtszellen sich nicht in der Weise abspielt, wie sie Häcker beschrieben hat.

Es können nun allerdings bei *C. viridis*, ebenso wie bei *C. fuscus* var. *distinctus*, individuelle Verschiedenheiten in bezug auf den Zeitpunkt der Teilung der *S*-Zelle vorkommen (was ich aber auf meinen zahlreichen Präparaten nicht konstatieren konnte), und Häcker hat wohl ein derartiger Fall vorgelegen, in welchem die *S*-Zelle sich früher teilt als für gewöhnlich. Doch darf man dann in diesem Falle, glaube ich, nicht die Schlußfolgerung Häckers ziehen, wonach dies erst einen vorbereitenden Teilungsakt bedeutet; denn wie uns der nämliche Fall bei *C. fuscus* var. *distinctus* belehrt hat, gehen auch aus der sich früher teilenden *S*-Zelle direkt die beiden Urgeschlechtszellen hervor.

Der einzige Unterschied zwischen der Bildung der *Ug*-Zellen bei *C. viridis* und derjenigen bei andern Formen (z. B. *C. fuscus* var. *distinctus* und *C. albidus*) liegt darin, daß bei *C. viridis* sich die *S*-Zelle sehr spät teilt, nämlich erst am Ende des achten Teilungsschritts, im Gegensatz zu den eben genannten Formen, bei denen die *S*-Zelle schon am Schlusse des sechsten Furchungsschritts zur Teilung schreitet.

Ein kernteilungsgeschichtliches Interesse beansprucht noch die Fig. 31b. Diese zeigt die Äquatorialplatte einer sich teilenden *S*-Zelle. In diesem Aster lassen sich ungefähr zwölf längsgespaltene Chromosomen

feststellen. Es kommen somit in die zwei *Ug*-Zellen zwölf Chromosomen, welche der normalen Chromosomenzahl von *C. viridis* (sechs Chromosomen in der biserialen Anordnung) entsprechen.

Cyclops albidus Jurine.

Diese Art ist zu den perennierenden Formen zu rechnen, die man jederzeit als geschlechtsreife, sich fortpflanzende Individuen antrifft. *Cyclops albidus* tritt nie in größerer Individuenzahl auf, wie dies von andern Formen her bekannt ist, z. B. von *Cyclops strenuus*. In seiner Gesellschaft ist gewöhnlich *Cyclops fuscus* zu finden, mit dem er seinen Aufenthaltsort teilt.

C. albidus besitzt bedeutend kleinere Eier als unsre zuerst besprochene Form, *C. fuscus* var. *distinctus*, und infolgedessen sind auch die Furchungszellen und -kerne erheblich kleiner; doch konnte ich den ganzen Entwicklungsgang der Keimbahnzellen vom befruchteten Ei bis zum Larvenstadium genau verfolgen, und es zeigte sich dabei, daß in manchen Punkten die Verhältnisse einfacher und klarer liegen als bei *C. fuscus* var. *distinctus*. Da die Entwicklung der Keimbahnzellen bei *C. albidus* im wesentlichen in derselben Art und Weise verläuft wie bei *C. fuscus* var. *distinctus*, so kann ich mich im folgenden kurz fassen und brauche nur die Punkte, die etwas Neues bieten, im besonderen zu berücksichtigen.

I. Teilungsschritt.

Die Entwicklung der Ectosomen während der ersten Furchungsteilung wird uns in der Figurenreihe 32—34 vorgeführt. In Fig. 32 sieht man, wie die Körnchen, während sich die Chromosomen zur Äquatorebene anordnen, zunächst als feine Tröpfchen erscheinen. Während der Teilung erfahren dann diese noch eine bedeutende Zunahme (Fig. 33), und im Stadium der dicentrischen Wanderung der Chromosomen haben sie ihre höchste Entfaltung erreicht (Fig. 34). Von hier ab beginnt der regressive Prozeß der Körnchen, welcher zu den uns wohlbekannten, aus mehreren kleineren Körnchen zusammengeschmolzenen, unförmigen Brocken führt (Fig. 35). Über das Schicksal der Brocken während der Kernruhe belehrt uns Fig. 36. Hier läßt sich keine Spur mehr von den Brocken nachweisen; diese werden somit vom Plasma vollkommen resorbiert. Die Eier der zwei Figuren 35 und 36 gehören demselben Eisack an, und man kann in diesem Eisack bei den verschiedenen Eiern die allmähliche Auflösung der Brocken Schritt für Schritt verfolgen.

Die weiteren Furchungsstadien.

Für die nächsten Furchungsstadien gilt in bezug auf den Verlauf der Körnchenerscheinung das nämliche: beim Übergang des diakinetischen Stadiums zur Asterphase kommen die Ectosomen erstmals zum Vorschein, und während der Kernruhe verschwinden sie vollständig. Die Körnchenzelle teilt sich dabei wiederum etwas langsamer als die andern Zellen, und diese Phasendifferenz steigert sich immer mehr, so daß beim vierten Teilungsakte die Körnchenzelle erst dann in Teilung tritt, nachdem alle andern Blastomeren schon wieder in die Ruheperiode eingetreten sind (Fig. 37). Die Produkte dieser Körnchenzelle sind unsre bekannten *S*- (Stammzelle der Urgeschlechtszellen) und *E*- (Urentodermzelle) Zellen (Fig. 38 und 39). Die *S*-Zelle, die an den im Plasma halb aufgelösten Ectosomen zu erkennen ist, setzt beim fünften Teilungsakte mit der Teilung aus (Fig. 38 und 39), und auch während der Anfangsphasen des sechsten Furchungsschritts verharrt sie noch im Bläschenstadium (Fig. 40 und 41). Erst ganz am Schlusse dieses sechsten Teilungsschritts findet man sie in voller Teilung begriffen, wobei die Ectosomen wieder allseitig im Plasma auftreten (Fig. 42).

Einer ganzen Reihe von Präparaten nach zu urteilen, erfolgt die Teilung der *S*-Zelle immer in diesem Stadium; individuelle Variationen bezüglich des Zeitpunkts der Teilung der Stammzelle *S*, wie ich sie bei *C. fuscus* var. *distinctus* auffinden konnte, kommen also bei *C. albidus* nicht vor. Bei dieser Form wäre somit schon von vornherein eine vorbereitende Teilung der *S*-Zelle im Sinne Häckers vollkommen ausgeschlossen.

Der weitere Verlauf der Entwicklung spielt sich von jetzt ab genau in derselben Weise ab wie bei *C. fuscus* var. *distinctus* (Fig. 43—47). Die Produkte der *S*-Zelle, die zwei definitiven Urgenitalzellen, in deren Plasma noch längere Zeit hindurch die halb aufgelösten, von der Teilung der *S*-Zelle stammenden Ectosomen zu konstatieren sind, werden während des siebenten und achten Teilungsschritts (Fig. 43, 44 und 45) allmählich in die Tiefe gedrängt.

Das dreigliedrige Embryostadium zeigt noch die Fig. 47. Inmitten des Keimes liegen die Urgenitalzellen, deren Kerne auch hier wieder jene eigentümliche Anordnung der chromatischen Substanz in zwei völlig getrennte, dichte Knäuelfiguren erkennen lassen.

Cyclops fuscus Jurine.

Über den Entwicklungsgang der Keimbahnzellen bei dieser Form ist nicht viel wesentlich Neues zu berichten. Die Keimbahnzellen sind

auch hier durch das Auftreten von Körnchen, die während der Anfangsphasen der Teilung erscheinen, ausgezeichnet. Vgl. die Fig. 48 (erster Furchungsschritt) und 49 (zweiter Furchungsschritt). In Fig. 49 kommt auch die Verlangsamung der Teilungsgeschwindigkeit der Körnchenzelle gegenüber ihrer Schwesterzelle zum Ausdruck.

Aus der Körnchenzelle des fünften Teilungschritts (Fig. 50) gehen wieder die *E*- und *S*-Zellen hervor (Fig. 51). Die *S*-Zelle, kenntlich an den in ihrem Zellplasma in Auflösung begriffenen alten Körnchen (Fig. 51), macht den sechsten Teilungsschritt der Ectodermzellen nicht mit; sie teilt sich erst wieder gegen Ende des siebenten Furchungsschritts (Fig. 52) in die beiden definitiven Urgenitalzellen (Fig. 53), wobei wieder die Ectosomen im ganzen Umkreise der Teilungsfigur erscheinen (Fig. 52). Die Bildung der *E*- und *S*-Zellen findet bei *C. fuscus*, wie gesagt, erst am Schlusse des fünften Teilungsakts statt.

In diesem Punkte weicht nun die Entwicklung des Eies von *C. fuscus* etwas von derjenigen von *C. fuscus* var. *distinctus* und *C. albidus* ab. Wie wir dort gefunden haben, erfolgt die Bildung der *E*- und *S*-Zellen schon gegen das Ende des vierten Teilungsschritts. Vgl. die Fig. 13a und 14; 37 und 38. Bei *C. viridis* dagegen treffen wir wieder die *E*- und *S*-Zellen, wie bei *C. fuscus*, erst nach Abschluß des fünften Teilungsschritts an. In diese Kategorie gehört in dieser Beziehung auch *Diaptomus coeruleus* (Fig. 73 und 74). Mit der Verschiedenheit dieser Verhältnisse bei den einzelnen Formen steht im Zusammenhange die Verschiedenheit bei den einzelnen Arten in bezug auf den Zeitpunkt der Teilung der *S*-Zelle. Während bei den Formen, bei denen die *S*-Zelle schon nach dem vierten Teilungsakte anzutreffen ist, sich die *S*-Zelle gegen Schluß des sechsten Furchungsschritts in die zwei Urgenitalzellen teilt (C. *fuscus* var. *distinctus*, Fig. 18 und *C. albidus*, Fig. 42), erfolgt bei den andern Arten, bei welchen die *S*-Zelle nach dem fünften Furchungsschritt gebildet wird, die Bildung der *Ug*-Zellen erst nach dem siebenten Teilungsakte (*C. fuscus*, Fig. 52 und *Diaptomus coeroleus*, Fig. 78a). Eine Ausnahme hiervon macht *C. viridis*, bei dem die *S*-Zelle sich noch später teilt, nämlich erst während des achten Teilungsschritts (Fig. 31a).

Cyclops strenuus Fischer.

Was weite Verbreitung und häufiges Vorkommen anbelangt, nimmt diese Form eine der ersten Stellen ein. Während seiner Hauptfortpflanzungszeit beherrscht dieser Copepode gewöhnlich im Tümpel das ganze Feld, d. h. es kommt neben ihm im gleichen Tümpel keine andre Form mehr vor, und zu solchen Zeiten tritt er dann geradezu in Unmassen auf.

Da er fast das ganze Jahr über anzutreffen ist, — er gehört zu den perennierenden Formen — so bereitet die Gewinnung von reichlichem Material keine größeren Schwierigkeiten.

Ich habe von *C. strenuus* nur die ersten Furchungsstadien des Eies genauer untersucht.

I. Furchungsteilung.

(I—II)-Zellenstadium.

Ehe ich auf die Vorgänge der Furchungsteilung eingehe, habe ich zuvor eine Erscheinung mitzuteilen, welche ich bei einer Reihe von Eiern beobachten konnte. In Fig. 54 ist ein Ei abgebildet, welches das Stadium der Copulation der Geschlechtskerne aufweist. Im ganzen Zellraume dieses Eies findet man nun im Plasma, mehr oder weniger regelmäßig angeordnet, stark färbbare Körnchen. Diese Körnchen, welche von verschiedener Größe sind, haben scharf umgrenzte Konturen und sind von runder Form. Bei einer ganzen Anzahl von Eiern, welche die verschiedenen Stadien vor und während der Copulation der Geschlechtskerne zeigen, konnte ich solche Körnchen auffinden.

Bei der ersten Inangriffnahme glaubte ich zuerst eine Identität dieser Körnchen mit unsern bekannten Ectosomen feststellen zu können, doch legte bald eine eingehendere Betrachtung dieser Verhältnisse die Unwahrscheinlichkeit einer solchen Auffassung dar.

Vor allem muß daran erinnert werden, daß schon aus der ganzen Art der Lagerung der Körnchen geschlossen werden muß, daß eine Identität mit den Ectosomen nicht vorliegen kann. Denn wie wir ja gesehen haben, treten die Ectosomen in dichter Ansammlung jeweils immer nur um einen Spindelpol der sich teilenden Keimbahnzelle auf, und erst bei der Teilung der letzten Stammzelle erscheinen sie im ganzen Zellraum verteilt. Unsre Körnchen in Fig. 54 aber finden sich schon im noch ungefurchten Ei vor und während der Copulation der Geschlechtskerne im ganzen Eiraume mehr oder weniger regelmäßig zerstreut.

Was dann die Färbbarkeit der Körnchen betrifft, so färben sich diese mit Hämatoxylin ungleich intensiver als die Ectosomen.

Endlich sind für die Beurteilung unsrer Körnchen zwei weitere Befunde von großer Wichtigkeit. Einmal findet man diese körnchenartigen Gebilde durchaus nicht bei allen Eiern, nur bei einer beschränkten Anzahl von Eiern konnte ich solche konstatieren, und zum andern ist das Vorkommen der Körnchen nicht bloß auf die Stadien der Copulation der Geschlechtskerne beschränkt, sondern man trifft sie auch bei schon ge-

furchten Eiern, wie z. B. im II-, IV-, ja sogar noch im XXXII-Zellenstadium und zwar neben den Ectosomen.

Diese Betrachtungen, und namentlich die zwei letzten Punkte zeigen somit, daß wir es bei den in Fig. 54 dargestellten Körnchen unmöglich mit einer den Ectosomen ähnlichen Erscheinung zu tun haben.

Was nun die Bedeutung dieser Gebilde anbelangt, so können zwei Auffassungen in Betracht kommen. Entweder sind die Körnchen als reine, durch die Fixation hervorgerufene Niederschlagsprodukte des Plasmas zu betrachten, oder aber stehen sie, was wohl das Wahrscheinlichste ist, im Zusammenhange mit der Pigmentierung der Eier. *C. strenuus* besitzt nämlich zuweilen sehr schön lebhaft braun gefärbte Eier, und in eben solchen Eiern konnte ich derartige Körnchen auffinden, während die nicht braun gefärbten, die grau-schwärzlichen Eier, die hauptsächlich sich bei den Herbstformen finden, der Körnchen entbehren.

Auch Häcker hat solche Körnchen bei seinem Objekte, *C. viridis*, gefunden, was ihn ebenfalls veranlaßt hat, sie mit Pigmentkörnern zu identifizieren.

Ich komme jetzt zur Beschreibung der wirklichen Ectosomen. Diese erscheinen zum ersten Male während des diakinetischen Stadiums (Fig. 55) in Form von zunächst feinen Tröpfchen. Während des weiteren Verlaufs der Teilung nehmen sie dann aber rasch an Masse zu (Fig. 56a).

Über die Zahlenverhältnisse der Chromosomen des ersten Furchungskerns unterrichtet uns die Äquatorialplatte der Fig. 57a. Man zählt hier 22 schöne, längsgespaltene Chromosomen. *Cyclops strenuus* besitzt in der biserialen Anordnung elf Chromosomen (Braun 1908, 1909), die Zahl 22 repräsentiert also die für die Species normale Chromosomenzahl. Auch in einer Furchungszelle des II-Zellenstadiums konnte ich in der Asterphase 22 längsgespaltene Chromosomen feststellen (Fig. 57b).

Nachdem die Ectosomen den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht haben, setzt die rückbildende Metamorphose wieder ein. Die Fig. 58 zeigt die Körnchen im Stadium des Dispirems in Auflösung begriffen. Die Auflösung der Körnchen während der Rekonstitution und der Ruheperiode der neu entstehenden Furchungskerne ist wie bei *Cyclops albidus* eine vollständige: in Fig. 59 ist keine Spur mehr von Körnchen zu sehen.

Die weiteren Furchungsstadien.

Die nächsten Furchungsteilungen bieten, was die Ectosomenerscheinung anbelangt, nichts Neues mehr: stets erscheinen die Körnchen während

der Teilung der Keimbahnzelle (Fig. 60, (IV—VIII)-Zellenstadium), und während der Ruheperiode der Zelle verschwinden sie vollständig. Auch hier bleibt die Körnchenzelle in den höheren Furchungsschritten in der Teilung immer mehr hinter den übrigen Blastomeren zurück.

Cyclops insignis Claus.

Dieser Copepode ist der nächste Verwandte des *C. strenuus*. Durch die Liebenswürdigkeit meines Freundes, Herrn Dr. H. Matscheck, der diese Form zum erstenmal in Württemberg aufgefunden hat, bekam ich diesen *Cyclops* zur Untersuchung. *C. insignis* ist eine ausgesprochene Winterform, die erst im Spätherbst aufzutreten beginnt, Ende Dezember-Januar in Fortpflanzung tritt und dann bald wieder verschwindet. Im Frühjahr und Sommer findet man *C. insignis* überhaupt nicht.

Ich besitze von ihm nur wenige Präparate, doch ließ sich aus ihnen entnehmen, daß auch bei dieser Species sich die Keimbahnzellen durch die Ectosomenerscheinung auszeichnen (Fig. 61).

Ich habe jetzt noch eine Anzahl von seltener vorkommenden *Cyclops*-Arten untersucht; da ich mich aber bei diesen Formen nur darauf beschränkt habe, den Nachweis zu führen, daß auch bei ihnen die Keimbahnzellen durch das Auftreten von Körnchen charakterisiert sind, so möge daher nur kurz auf die folgenden Figuren verwiesen werden.

Die zwei Figuren 62 und 63 beziehen sich auf Eier von *Cyclops Leuckarti* Claus. Das Ei in Fig. 62 befindet sich eben im Übergang vom II- zum IV-Zellenstadium, und im Ei der Fig. 63 ist die Teilung abgeschlossen; die Furchungskerne sind wieder in die Ruheperiode zurückgekehrt. Die während der Teilung der Keimbahnzelle produzierten Ectosomen verschwinden in der Ruhezeit der Zelle vollkommen (Fig. 63). Sehr auffallend kommt in beiden Eiern die Autonomie der Kernhälften zum Ausdruck. In Fig. 64 habe ich eine Urgeschlechtszelle mit Kern abgebildet. Die chromatische Substanz zeigt wieder die Anordnung in zwei vollkommen getrennte Knäuelfiguren. Während der eine Fadenknäuel eine sehr dichte Beschaffenheit aufweist, zeigt der andre Knäuel ein sehr lockeres Gefüge. Häcker (1896) hat diese physiologisch differente Verfassung der beiden Fadenknäuel auch schon auffinden können und zwar bei *Cyclops viridis*.

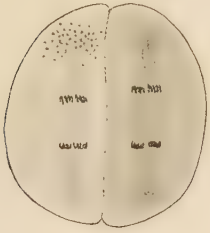
Das Ei in Textfig. 1 stammt von einem *Cyclops bicuspidatus* var. *odessana* Schmankewitsch; es zeigt ebenfalls den Übergang vom II- zum IV-Zellenstadium. Auch hier ist die Autonomie der Kernhälften sehr

stark ausgeprägt. Die Körnchenzelle zeigt schon eine geringe Teilungsphasendifferenz.

Von *Cyclops Dybowskii* Lande habe ich in Textfig. 2 ein Ei abgebildet, welches sich auf dem II-Zellenstadium befindet. Im körnchenführenden Produkte sind die Ectosomen eben in Auflösung begriffen.

Die erste Furchungsspindel von *Cyclops vernalis* Fischer und von *Cyclops gracilis* Lilljeborg ist in Textfig. 3, beziehungsweise in Textfig. 4

Textfig. 1.



Textfig. 2.

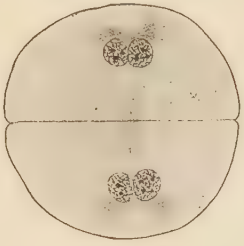
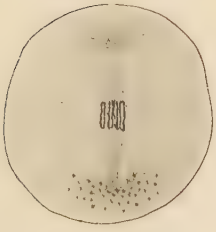


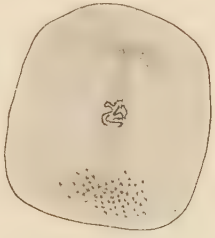
Fig. 1[1]). Ei von *Cyclops bicuspidatus* var. *odessana*. St. II—IV.
Fig. 2. Ei von *Cyclops Dybowskii*. II-Zellenstadium.

Textfig. 3.



Ei von *Cyclops vernalis*.
I. Furchungsspindel.

Textfig. 4.



Ei von *Cyclops gracilis*.
I. Furchungsspindel.

dargestellt. In beiden Eiern gewahrt man um den einen Spindelpol herum eine Ansammlung von rundlichen Körnchen: es sind dies unsre bekannten Ectosomen, welche auch bei diesen beiden Formen die Keimbahnzellen während der Teilung vor den andern Blastomeren auszeichnen.

Diaptomus castor Jurine.

Dies ist ein besonders großer, schön braun, zuweilen auch grün gefärbter Copepode. Er zählt zu den monocyklisch sich fortpflanzenden

[1]) In den Textfiguren sind die Körnchenzellen bzw. die Urgeschlechtszellen durch einen helleren Ton gekennzeichnet.

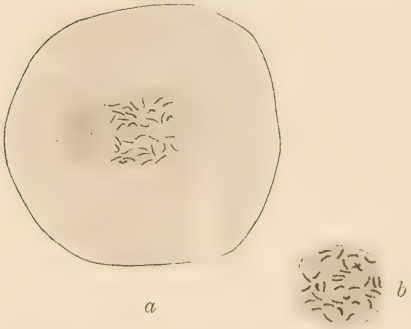
Arten, indem er nur einmal des Jahres in lebhafte Fortpflanzung tritt und dann spurlos verschwindet. Die Eier, die von einer starken Gallertschicht im Eisacke zusammengehalten werden, sind ziemlich groß.

Von *Diaptomus castor* liegen mir die ersten Entwicklungsstadien des Eies vor.

I. Teilungsschritt.

In Textfig. 5a habe ich ein Ei abgebildet, in welchem die beiden Geschlechtskerne die Phase der Diakinese erreicht haben. In jedem

Textfig. 5.



Textfig. 6.

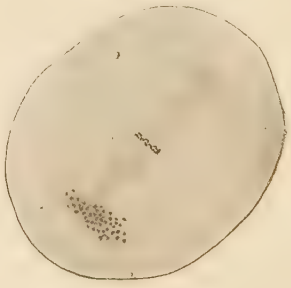
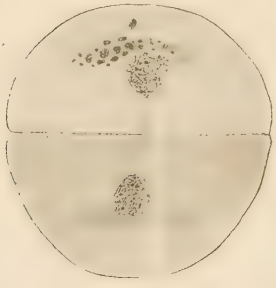


Fig 5*a*. *Diaptomus castor*. Std. I—II. Diakinese. In jedem Pronucleus 17 Chromosomen. *b*. *D. castor*. (Leitz, hom. Oel.-Im. 1/12, Oc. 4). Furchungskern eines IV-Zellenstadiums, Diakinese, 34 Chromosomen.
Fig. 6. *D. castor*. Stad. I—II. I. Furchungsspindel; erstes Hervortreten der Ectosomen.

Textfig. 7.



Textfig. 8.

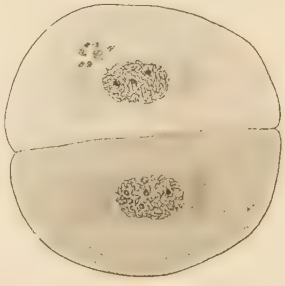


Fig. 7. *D. castor*. Std. II. Rekonstitution der Tochterdoppelkerne; Auflösung der Ectosomen.
Fig. 8. *D. castor*. Std. II—IV. Dichter Knäuel. Immer noch Überreste der Ectosomen.

Kern kann man 17 kurze, stäbchenförmige Chromosomen zählen. (Infolge der perspektivischen Verkürzung sind einige Chromosomen scheinbar kleiner als die andern.) Der ganze Furchungskern hat demnach 34 Chromosomen. Auch in einer Furchungszelle des IV-Zellenstadiums konnte

ich im diakinetischen Stadium 34 Chromosomen feststellen (Textfig. 5a). Von Ectosomen ist in der Textfig. 5a noch nichts zu bemerken, diese

Textfig. 9.

Textfig. 10.

Fig. 9. *D. castor*. Std. II—IV. Übergang des diakinetischen Stadiums zur Äquatorialplatte.
Fig. 10. *D. castor*, Std. II—IV. Dicentrische Wanderung der Chromosomen. In der neuen Körnchenzelle alte und neue, frisch entstandene Ectosomen nebeneinander.

kommen erst während der Asterphase zum Vorschein (Textfig. 6). Gegen Ende der Teilung verschmelzen die Ectosomen wieder zu größeren, unförmigen Brocken (Textfig. 7).

II. Teilungsschritt.

Wie bei *Cyclops fuscus* var. *distinctus* verschwinden die Brocken während der Ruheperiode der Zelle nicht vollständig (Textfig. 8). In-

Textfig. 11.

Textfig. 12.

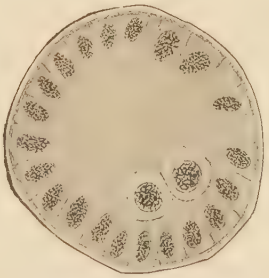


Fig. 11. *D. castor*. Std. IV—VIII. Äquatorialplatte.
Fig. 12. *D. castor*. Blastula. Im Innern dieser die zwei *Ug*-Zellen. Der Keim wird von einer derben Membran umhüllt.

folge dieses Umstandes läßt sich auch bei *Diaptomus castor* der Nachweis führen, daß die neue Körnchenzelle aus dem körnchenführenden Pro-

dukte der alten hervorgeht; denn man findet in der neuen Keimbahnzelle noch zu einer Zeit, wo die neuen Ectosomen schon sichtbar sind, Überreste der Körnchen des letzten Stadiums. Vergleiche die Textfig. 9 u. 10.

Textfig. 11 zeigt noch ein Ei im Übergang vom IV- zum VIII-Zellenstadium.

Diaptomus castor bildet Dauereier, indem allmählich gegen das Blastulastadium eine zweite, unter der Dotterhaut liegende, feste und dicke Membran um den Keim entsteht (Fig. 75). In diesem Zustande übersommern und überwintern die Eier bis zum nächsten Frühjahr, wo hierauf die weitere Entwicklung wieder einsetzt.

Diaptomus gracilis Lilljeborg.

Im Gegensatz zu *Diaptomus castor* besitzt diese Art mehrere Fortpflanzungsperioden im Jahre. Gewöhnlich tritt die Form in solchen Zeiten in ungezählter Menge auf.

Bezüglich der Ectosomenerscheinung sei auf die Fig. 85 verwiesen, welche ein Ei im Stadium II—IV darstellt.

Diaptomus coeruleus Fischer.

Von *Diaptomus coeruleus* besitze ich den ganzen Entwicklungsgang der Keimbahn, d. h. der vom befruchteten Ei bis zur Gonadenanlage führenden Zellenfolge. Wir können nun an dieser Form unsre seitherigen Ergebnisse bezüglich der Körnchenbildung noch in manchen Punkten ergänzen.

Entwicklung des Eies bis zur Gonadenanlage.

Bei *Diaptomus coeruleus* begegnet uns etwas ganz Neues: während nämlich bei andern Formen die Ectosomen bei der ersten Furchungsteilung gewöhnlich erst im Stadium der Diakinese oder der Äquatorialplatte zum Vorschein kommen, treten sie hier schon vor dem Stadium der Copulation der Geschlechtskerne auf (Fig. 66). Die Figur zeigt die beiden Vorkerne in gegenseitiger Annäherung begriffen, und an der Peripherie des Eies sind, auf einen bestimmten, abgegrenzten Plasmabezirk beschränkt, Körnchen in dichter Ansammlung zu sehen. Daß es sich hierbei um unsern Ectosomen analoge Gebilde handelt und nicht etwa, wie bei *Cyclops strenuus*, um Pigmentkörner, darf ich wohl im Hinblick auf die ganze Art und Weise der Form und Lagerung der Körnchen mit Bestimmtheit annehmen. Auch färben sich diese Körnchen in Fig. 66 und 67 genau so wie die Ectosomen, wie denn überhaupt ihr ganzes Verhalten dem der echten Ectosomen entspricht.

Im nächsten Stadium (Fig. 67), in dem sich die zwei Vorkerne nunmehr vereinigt haben, hat sich die Körnchenmasse noch etwas vermehrt, und von hier ab beginnt nun die Auflösung der Körnchen; Reste derselben finden sich noch in Fig. 68 im Stadium der Diakinese vor.

Beim Übergang des diakinetischen Stadiums zur Asterphase erfolgt eine neue Produktion von Ectosomen; diesesmal sind aber die Körnchen wie gewöhnlich wieder um einen Spindelpol der Teilungsfigur herum gruppiert (Fig. 69).

Auf die vier nächsten Teilungsschritte brauche ich nicht näher einzugehen; es möge nur auf die Fig. 70 (zweiter Teilungsschritt), 71 (dritter Teilungsschritt), 72 (vierter Teilungsschritt) und 73 (fünfter Teilungsschritt) hingewiesen werden. In dieser Folge von Figuren läßt sich wiederum wahrnehmen, wie die Körnchenzelle eine immer größer werdende Phasendifferenz aufweist. Daß zuweilen die Körnchensubstanz während der Ruheperiode der Zelle nicht vollständig aufgelöst wird, beweist die Fig. 71, in welcher in der Körnchenzelle die großen, alten Brocken sich scharf von den neu entstandenen Ectosomen abheben.

Der sechste Teilungsschritt (Fig. 74) ergreift alle Blastomeren mit Ausnahme unsrer bekannten *S*- und *E*-Zellen, welche die Abkömmlinge der Körnchenzelle des fünften Teilungsschritts sind. Im Plasma der *S*-Zelle sind noch die Überreste der Ectosomen festzustellen.

Die Endphase des sechsten Teilungsschritts zeigt das Ei in Fig. 75a. Alle Kerne sind wieder in den Ruhezustand zurückgekehrt, mit Ausnahme desjenigen der *E*-Zelle, welche jetzt in das Stadium der Diakinese eingetreten ist, während die *S*-Zelle noch in Ruhe verharrt.

In der Figurenreihe 76—81 läßt sich nun das weitere Schicksal der *S*-Zelle genau verfolgen; diese, die während der folgenden Stadien ohne weiteres sehr leicht an den in ihrem Zellplasma immer noch nicht aufgelösten alten Körnchen zu erkennen ist (Fig. 76, 77 und 78a), teilt sich gegen Ende des siebenten Teilungsakts (Fig. 78a) in die beiden definitiven Urgenitalzellen (Fig. 79—81). Während wir bei allen bisher besprochenen Formen gefunden haben, daß bei dieser Teilung der Stammzelle *S* Ectosomen im ganzen Zellraum auftreten, ist dies bei *D. coeruleus* nicht der Fall; hier werden bei der Teilung der *S*-Zelle keine neuen Ectosomen produziert. Angesichts dieser Verschiedenheit könnte man das Bedenken tragen, ob die in Fig. 78a als *S* bezeichnete Zelle tatsächlich die letzte Stammzelle *S* der Urgenitalzellen sei. Der Umstand aber, daß sowohl im Plasma der *S*-Zelle als auch im Plasma einer der beiden *Ug*-Zellen (Fig. 79 und 81) noch zuweilen Überreste der Ectosomen zu sehen

sind, beweist mit aller Deutlichkeit, daß einerseits die in Fig. 78*a* als *S* bezeichnete Zelle wirklich das körnchenführende Produkt der Keimbahnzelle des fünften Teilungsakts ist und anderseits, daß die Produkte dieser *S*-Zelle die Urgenitalzellen sind. Die Urgeschlechtszellen werden beim Gastrulationsprozeß in das Innere des Keimes gedrängt; die färbbare Substanz ihrer Kerne ordnet sich auch bei *Diaptomus coeruleus* in zwei getrennten, dichten Fadenknäueln an, und in diesem Zustande sind die *Ug*-Zellen während des gesamten Naupliusstadiums anzutreffen. Fig. 82 stellt einen Längsschnitt durch einen Nauplius dar, in welchem die beiden *Ug*-Zellen eben getroffen sind. Diese befinden sich jetzt nicht mehr nebeneinander, sondern sind auseinandergerückt und lagern je rechts und links vom Darm.

Wenn an der Larve allmählich die Schwimmfüße aufzutreten beginnen, macht sich auch der Beginn der Gonadenbildung bemerklich, indem die *Ug*-Zellen ihren Ruhezustand aufgeben und anfangen sich zu teilen. Die Fig. 83a und b zeigen verschiedene Teilungsphasen der Urgeschlechtszellen, und in Fig. 84, in welcher ich wieder einen Längsschnitt durch eine Larve abgebildet habe, hat sich die eine Urgeschlechtszelle schon geteilt, während die andre sich noch in Teilung befindet. Auch Häcker (1903) hat bei *Diaptomus denticornis* gefunden, daß sich regelmäßig die eine der *Ug*-Zellen zuerst teilt, so daß es zu einem charakteristischen Dreizellenstadium kommt. Während der Teilungen der *Ug*-Zellen werden keine Ectosomen mehr produziert. Die Teilungen der Urkeimzellen folgen nun rasch aufeinander, und die junge Gonadenanlage nimmt bald bedeutend an Umfang zu. Von den Somazellen unterscheiden sich die Keimzellen durch ihre Größe und namentlich durch die Größe ihres Kernes; der Kern nimmt beinahe den ganzen Zellraum in Anspruch, so daß vom eigentlichen Zellplasma nicht viel zu sehen ist.

Zum Schlusse möchte ich noch ganz kurz auf die Zahlenverhältnisse der Chromosomen bei *Diaptomus coeruleus* eingehen. Wegen der kurzen, stäbchenartigen Form, welche die Chromosomen bei *Diaptomus* aufweisen, läßt sich die Zahl dieser während des diakinetischen Stadiums sehr genau feststellen.

Schon im ersten Furchungskern (Fig. 68) konnte ich in jedem der zwei Pronuclei 14 Chromosomen zählen, zusammen also 28. Diese Zahl 28 konnte ich auch in Furchungskernen späterer Stadien wieder feststellen: so lassen sich z. B. in den zwei zusammengehörigen Schnitten der Fig. 75b, welche den Furchungskern einer *E*-Zelle des LX-Zellenstadiums darstellt, 28 Chromosomen nachweisen, und im diakinetischen Stadium der *S*-Zelle (Fig. 78b) konnte ich ebenfalls 28 Chromosomen zählen.

Diaptomus denticornis Wierzejski.

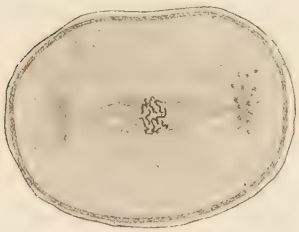
Bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über die Autonomie der Kernhälften hat Häcker (1903) bei dieser Form die Ectosomenerscheinung in den Keimbahnzellen nochmals studiert. Wie ich aus den Abbildungen entnehmen kann, weicht die Entwicklung der Keimbahnzellen bei *Diaptomus denticornis* in keiner Weise von derjenigen bei *Diaptomus coeruleus* ab. Bezüglich der Frage, welches von den beiden Produkten der Körnchenzelle bei der nächsten Furchungsteilung zur neuen Keimbahnzelle wird, vertritt Häcker in dieser Arbeit den Standpunkt, daß jeweils das körnchenfreie Produkt zur neuen Keimbahnzelle wird. Diese Auffassung widerspricht aber unserm seitherigen Befunde in dieser Richtung, und ich muß deshalb auf die Beweisführung Häckers etwas näher eingehen.

Häcker hat in seiner Arbeit in Fig. 10 ein Ei abgebildet, welches ihm als Beleg für seine Ansicht dient. Das betreffende Ei zeigt genau dasselbe Entwicklungsstadium und genau dieselben Verhältnisse wie das Ei in unsrer Fig. 75a von *Diaptomus coeruleus*, und wir können daher ebensogut unsre Fig. 75a unsern Betrachtungen zugrunde legen. Wie aus der Figur zu sehen ist, befindet sich die *E*-Zelle eben im Stadium der Diakinese, und in diesem Stadium sind die Kerne immer etwas größer als in der Ruheperiode; deshalb ist auch der noch im Ruhezustand befindliche Kern der *S*-Zelle etwas kleiner als derjenige der *E*-Zelle. In der Voraussetzung nun, daß der Kern der Stammzelle größer ist als die der übrigen Zellen (wie dies für die Urgeschlechtszellkerne im Embryo ja auch zutrifft), hat Häcker nicht das körnchenführende Produkt, die *S*-Zelle (Häcker nennt sie *B*-Zelle), als neue Keimbahnzelle betrachtet, sondern das körnchenfreie Produkt, die *E*-Zelle (bei Häcker *A*-Zelle). Nach ihm wäre also nicht die *S*-(*B*-)Zelle, sondern die *E*-(*A*-)Zelle die letzte Stammzelle der Urgenitalzellen. Wie ich aber bei *Diaptomus coeruleus* nachweisen konnte, ist dies nicht der Fall; von der *S*-Zelle und nicht von der *E*-Zelle stammen die beiden Urgeschlechtszellen ab. Da Häcker bei *Diaptomus denticornis* das Schicksal der beiden Zellen im weiteren Verlauf der Entwicklung nicht verfolgt hat, so beruht seine Ansicht nur auf Vermutung, und wir dürfen wohl annehmen, daß auch bei *Diaptomus denticornis* die *B*-(*S*-)Zelle und nicht die *A*-(*E*-)Zelle die *Ug*-Zellen liefert, d. h. aber: nicht das körnchenfreie, sondern das körnchenführende Produkt der Körnchenzellen wird jeweils zur neuen Keimbahnzelle.

Heterocope saliens Lilljeborg.

Heterocope saliens habe ich im Titisee im südlichen Schwarzwald gefangen. Der Vorgang der Eiablage bei dieser Form ist erst in neuester Zeit durch H. Matscheck (1909, 1910) bekannt geworden, und ich kann seine Befunde in dieser Richtung voll bestätigen.

Textfig. 13.

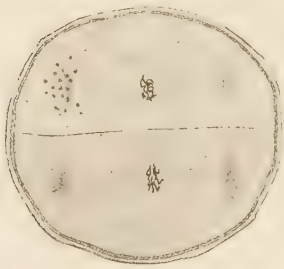


Textfig. 14.

Fig. 13. *Heterocope saliens.* Stad. I—II. I. Furchungsspindel. Ectosomen in der einen Sphäre.
Fig. 14. *H. saliens.* Stad. II—IV. Diakinese.

Heterocope saliens legt ihre Eier in Gallertkugeln ab, die sofort nach der Ablage im Wasser frei flottieren. Die gallertartige Umhüllung dient offenbar zum Schutz; nach ein paar Tagen aber löst sich die Gallerte auf,

Textfig. 15.



Textfig. 16.

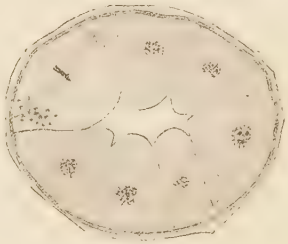


Fig. 15. *H. saliens.* Stad. II—IV. Zweiter Teilungsschritt, Äquatorialplatte.
Fig. 16. *H. saliens.* Stad. VIII—XVI. Vierter Teilungsschritt; verspätete Teilung der Körnchenzelle.

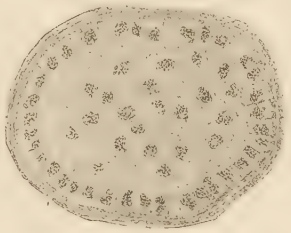
und die Eier liegen nun frei auf dem Boden. Im Aquarium läßt sich *H. saliens* sehr gut halten und gewöhnt sich namentlich auch in der Nahrung an Fadenalgen an Stelle der ihr im freien Zustande zur Verfügung stehenden Diatomeen.

Auch im Ei von *Heterocope* läßt sich die Erscheinung der Körnchenbildung in den Keimbahnzellen konstatieren. Die Textfig. 13 (erster

Teilungsschritt), 15 (zweiter Teilungsschritt) und 16 (vierter Teilungsschritt, XVI-Zellenstadium) beweisen diese Tatsache. Während der Ruheperiode verschwinden die Körnchen vollkommen (Textfig. 14, II-Zellenstadium, Diakinese).

Außer der Dottermembran besitzen die Eier noch eine andre, sehr dicke und derbe Hülle (Textfig. 13—16). Zu dieser dicken Hülle kommt aber in späteren Entwicklungsstadien eine zweite, ebenfalls sehr dicke Hülle (Textfig. 17). Beide Hüllen bestehen aus Chitin, so daß der Keim von einer doppelwandigen, chitinösen Kapsel umschlossen wird. Nach Ausbildung dieser doppelwandigen Kapsel entwickelt sich der Keim jedenfalls nicht weiter, sondern überwintert in diesem Zustande bis zum nächsten Frühjahr, wo alsdann die Weiterentwicklung einsetzt. Genau dieselben Entwicklungsverhältnisse konnte auch Häcker (1903) bei einem andern Copepoden, bei *Diaptomus denticornis*, feststellen.

Textfig. 17.

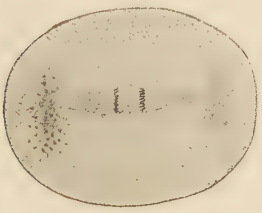


H. saliens. Stad. Junger Embryo, der von zwei dicken, chitinösen Membranen umhüllt wird.

Canthocamptus staphylinus Jurine.

Als Vertreter der Harpacticiden lag mir dieser Copepode zur Untersuchung vor. Während seiner Fortpflanzungsperioden im Frühjahr und

Textfig. 18.



Textfig. 19.

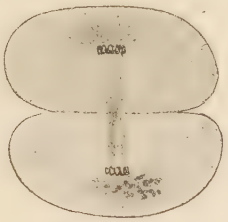


Fig. 18. *Canthocamptus staphylinus.* Stad. I—II. I. Furchungsspindel; dicentrische Wanderung der Chromosomen.
Fig. 19. *Canth. staphylinus.* Stad. II. Dispirem. Auflösung der Ectosomen.

Herbst ist er oft in ungezählter Menge anzutreffen. Man kann ihn sehr gut transportieren, und in den Aquarien läßt er sich längere Zeit hindurch erhalten.

Die Eiablage ist bei *C. staphylinus* verhältnismäßig schwierig zu beobachten; denn einerseits ist er außerordentlich klein und schlank, und andrerseits versteckt er sich gern hinter jedem Blättchen, Holzstückchen, Pflanzendetritus usw., so daß er im Aquarium sehr schwer aufzufinden ist. Etwas erleichtert wurde aber die Beobachtung der Eiablage dadurch, daß die Tiere gewöhnlich nur zu bestimmten Zeiten, und zwar hauptsächlich in frühen Morgenstunden, zur Eiablage schreiten.

Die Richtungskörperbildung dauert, wie wir wissen, ungewöhnlich lange; wenn man daher die ersten Furchungsstadien erhalten will, ist dieser Umstand zu berücksichtigen, d. h. man darf die Eier nicht zu früh nach der Ablage konservieren.

Die Erscheinung der Körnchenbildung in den Keimbahnzellen konnte

Textfig. 20. Textfig. 21.

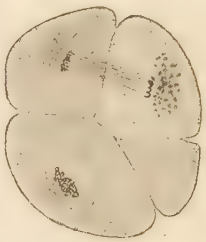


Fig. 20. *Canth. staphylinus.* Stad. II. Ruheperiode der neu entstandenen Furchungskerne.
Fig. 21. *Canth. staphylinus.* Stad. II—IV. Zweiter Teilungsschritt.

ich auch für *Canthocamptus staphylinus* nachweisen, und ich will zum Belege dafür eine Reihe von Präparaten abbilden, welche sich auf die ersten Entwicklungsvorgänge des Eies beziehen.

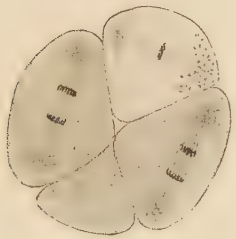
Die Textfig. 18—20 zeigen den Verlauf der Körnchenentwicklung während der ersten Furchungsteilung. In den Anfangsphasen der Teilung erscheinen die Ectosomen; sie vermehren sich dann noch ungefähr bis zum Dyasterstadium, um von hier ab wieder zu größeren Brocken zu verschmelzen. Während der Ruhezeit der Zelle verschwinden die Brocken vollkommen (Textfig. 20).

Für die nächsten Furchungsstadien möchte ich nur auf die Textfig. 21 (zweiter Teilungsschritt), 22 (dritter Teilungsschritt), 23 (vierter Teilungsschritt) und 24 (fünfter Teilungsschritt) verweisen. Wie aus der Figurenreihe zu sehen ist, bleibt die Körnchenzelle in den höheren Furchungsstadien in der Teilung immer mehr hinter den andern Blastomeren zurück.

Im Blastulastadium (Textfig. 25) findet man dann die beiden Urgeschlechtszellen im Innern des Keimes.

In Textfig. 23 und 25 sieht man auch den Richtungskörper, beziehungsweise die zwei Richtungskörper. Wie aus den Arbeiten Häckers und neuerdings auch wieder aus denen Matschecks (1909 und 1910)

Textfig. 22.



Textfig. 23.

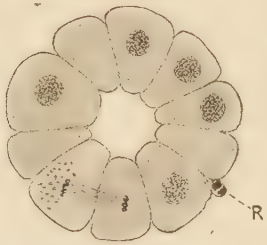
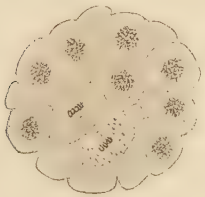


Fig. 22. *Canth. staphylinus.* Stad. IV—VIII. Dritter Teilungsschritt.
Fig. 23. *Canth. staphylinus.* Stad. XVI. Die Körnchenzelle ist noch in Teilung.

bekannt geworden ist, wird nach der ersten Richtungskörperbildung der erste Richtungskörper nicht aus dem Ei ausgestoßen, sondern er verbleibt im Ei und macht hier gleichzeitig mit dem Eikern die zweite Reifungsteilung mit. Nach dieser werden beide Richtungskörper vereint

Textfig. 24.



Textfig. 25.

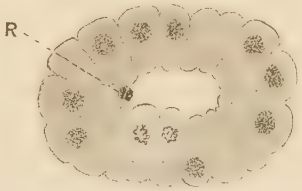


Fig. 24. *Canth. staphylinus.* Std. XXXII. (Oberflächenbild). Körnchenzelle in der Teilung sehr zurück.
Fig. 25. *Canth. staphylinus.* Blastula. Die *Ug*-Zellen im Innern des Keimes.

aus dem Ei ausgestoßen. Diese gesamte Masse, der erste und der zweite Richtungskörper, dringt nun bei *Canthocamptus* in das Eiinnere wieder ein, im Gegensatz zu andern Formen, bei denen gewöhnlich nur der zweite Richtungskörper in das Ei eindringt. Die Zusammensetzung des in den Textfig. 23 und 25 mit *R* bezeichneten Gebildes aus zwei Portionen läßt sich noch deutlich erkennen.

Allgemeiner Teil.

Über die Natur, das Wesen der Körnchen.

Nachdem wir im beschreibenden Teile uns nur darauf beschränkt haben, die verschiedenen Erscheinungsformen der Ectosomen bei den einzelnen Copepodenarten zu studieren, ohne weiter auf die Herkunft der Körnchen und die Ursache dieser eigentümlichen Differenzierung der Keimbahnzellen einzugehen, sind wir jetzt vor die Aufgabe gestellt, eben diese letzt genannten Punkte einer näheren Betrachtung zu unterziehen.

Um nun zu einer möglichst klaren Vorstellung über das eigentliche Wesen der Ectosomen zu gelangen, habe ich außer den rein auf die morphologischen Verhältnisse der Ectosomen gerichteten Untersuchungen noch verschiedene besondere Untersuchungsmethoden zur Anwendung gebracht.

So habe ich die Ectosomen durch eine Reihe differenzierender Färbungen auf ihr specifisches Tinktionsvermögen untersucht, um auf diesem Wege etwas Genaueres über die Abstammung der Körnchen zu erfahren.

Über die chemische Natur der Körnchen sollten mir Versuche mit Verdauungsflüssigkeiten Aufschluß geben, indem ich die Ectosomen einer künstlichen Verdauungsflüssigkeit aussetzte.

Endlich habe ich eine Anzahl physiologischer Experimente ausgeführt, welche mir zeigen sollten, welche Wirkung die Entwicklung der Eier in einer kohlensäure- oder stickstoffreichen Atmosphäre einerseits und in einer sauerstoffreichen Atmosphäre andrerseits auf die Produktion der Körnchensubstanz hervorruft.

Das Nächstliegende, an das zuerst bei der Lösung der Frage nach der Herkunft der Ectosomen gedacht werden kann, ist, ob die Körnchen, die ja meist erst während der Kernteilung entstehen, nicht durch Abspaltung von Chromatinpartikelchen der Chromosomenschleifen hervorgehen. Eine ähnliche Abspaltung von Teilen der Chromosomen spielt bekanntlich bei den Differenzierungsvorgängen der Geschlechtszellen der Ascariden ebenfalls eine Rolle. Allerdings erfolgt bei *Ascaris* dieser Abspaltungs- oder Diminutionsprozeß der Chromosomen nicht in den Keimbahnzellen selbst, sondern in deren Schwesterzellen, in den Somazellen, indem in diesen immer im Stadium der Äquatorialplatte die verdickten Enden der Chromosomen abgestoßen werden.

Bei einer Vergleichung aller in Betracht kommenden Bilder darf ich aber wohl mit aller Entschiedenheit behaupten, daß von einer solchen

Entstehung unsrer Ectosomen aus den Chromosomen keine Rede sein kann. Ein solcher Vorgang müßte unmittelbar auch auf den Präparaten zu verfolgen sein; es weist aber kein einziges Bild darauf hin, daß irgendwelche Zusammenhänge zwischen den Körnchen und den Chromosomen bestehen. Vergleiche die Fig. 2 und 3, 5—7, 32—34, 55 und 56.

Vollkommen ausgeschlossen ist aber eine derartige Entstehung der Körnchen aus den Chromosomen in den Fällen, in denen die Ectosomen schon lange vorher, ehe die Chromosomen überhaupt ausgebildet sind, in die Erscheinung treten. Bei *Diaptomus coeruleus* haben wir ja solche Fälle kennen gelernt, wo die Außenkörnchen schon während der Vorgänge der Geschlechtskerncopulation auftreten (vergleiche Fig. 66 und 67). Hier können die Ectosomen unmöglich von Chromosomen, die noch gar nicht gebildet sind, abstammen. Da man nun keinen Grund hat, für die Ectosomen, die erst während der Kernteilungen entstehen, eine andre Entstehungsursache anzunehmen als für die eben genannten Ectosomen bei *D. coeruleus*, so dürfen wir somit die Auffassung endgültig abweisen, daß die Körnchen den Chromosomen ihre Entstehung verdanken.

Auch die bei den Färbeversuchen gemachten Erfahrungen widersprechen der oben angeführten Annahme. Denn wenn tatsächlich die Körnchen aus Chromatinteilchen bestehen würden, so wäre zu erwarten, daß sie sich mit Hämatoxylin in ähnlicher Weise färben würden wie die Chromosomen. Dies ist aber durchaus nicht der Fall. Die Chromosomen färben sich mit Hämatoxylin ungleich intersiver als die Ectosomen, welche sich nicht viel stärker färben als das Zellplasma.

Alles in allem liegt also kein einziger Befund vor, welcher die Ansicht von der Entstehung der Körnchen aus den Chromosomen rechtfertigte.

Es läßt sich nun aber weiterhin die Annahme machen, daß die Bildung der Ectosomen trotzdem mit den Umwandlungsvorgängen der Kernsubstanzen in einem engeren Zusammenhange steht.

Häcker vertritt in seiner Arbeit »die Keimbahn von *Cyclops*« die Ansicht, daß »die zu Beginn der Mitose noch vorhandenen oder neu gebildeten Nucleolen aus dem Kernraum in der Richtung der einen Sphäre auswandern und sich hier in die Außenkörnchen umwandeln«.

Diese Anschauung, daß also die Ectosomen Abkömmlinge der Nucleolen des Mutterkerns darstellen, stützt Häcker einerseits auf die Tatsache, daß bei *Cyclops viridis* das erste Hervortreten der Außenkörnchen zeitlich annähernd zusammenfällt mit dem Schwunde der Nucleolarsubstanz im Innern des Kernraums und andrerseits auf die

Erscheinung, daß vielfach in den Kernen die Nucleolen einseitig der einen Sphäre zugewandt sind.

Ich kann aber auf Grund meiner zahlreichen, bei den verschiedensten Arten gemachten Befunde diese Auffassung von der Entstehungsweise der Ectosomen nicht teilen, und Häcker selbst hat in einer späteren Arbeit (1903) diese ebenfalls widerlegt.

In erster Linie möchte ich wieder an unsern Fall bei *Diaptomus coeruleus* in den Fig. 66 und 67 erinnern, wo es offensichtlich auf der Hand liegt, daß eine Mitwirkung der Nucleolen des Kernes an der Bildung der Außenkörnchen nicht statthaben kann, da die Nucleolen hier zu einer Zeit, wo die Ectosomen schon längst sichtbar sind, erst in der Entstehung begriffen sind. Außerdem besitzt der Kern in diesem Stadium noch eine feste Kernmembran, die einen Austritt der Nucleolarsubstanz aus dem Kernraum in die Zelle wenigstens in geformtem Zustande nicht gestattet, wenn auch natürlich an die Möglichkeit eines Austritts von gelöster Substanz gedacht werden könnte. Sodann steht erstens die gesamte, während der Teilung produzierte Menge der Ectosomensubstanz in gar keinem Verhältnis zu der weit geringeren Nucleolarsubstanz, und zweitens konnte ich in vielen Fällen nachweisen, daß die Körnchen auch noch nach der Zeit ihres ersten Erscheinens in fortgesetzter Zunahme begriffen sind. (Vgl. hierzu die Fig. 2 und 3, 6 und 7, 32—34, 55 und 56).

Aus den seitherigen Betrachtungen geht also zur Genüge hervor, daß die Produktion der Ectosomen in keinem nachweisbaren, direkten Zusammenhange mit den färbbaren Kernsubstanzen steht.

Von diesem Standpunkte aus können wir nun auch an eine Vergleichung unsrer Ectosomen mit den mannigfaltigen, extranucleären Gebilden, welche in letzter Zeit bei zahlreichen Objekten beschrieben wurden, herangehen. Vor allem sind hier die unter dem Namen Chromidien bezeichneten Gebilde ins Auge zu fassen.

Als Chromidien bezeichnete R. Hertwig (1902) kleine, im Zellplasma von *Actinosphaerium* vorkommende Körperchen, die sich färberisch wie das Chromatin des Kernes verhalten, und welche in den verschiedensten Formen als Körnchen oder als Stränge auftreten können. Die Zugehörigkeit der Chromidien zum Kern erweist sich daraus, daß Hertwig die Entstehung der Chromidien aus dem Chromatin des Kernes vielfach direkt beobachten konnte, und auch umgekehrt konnte er die Umbildung der Chromidien wieder zum Kern konstatieren.

In der Folgezeit wurde nun bei vielen Protozoen ein solcher Chromidialapparat im Zellplasma nachgewiesen, und auch bei Vielzelligen ließen sich bei manchen Tieren sowohl in Eizellen als auch in Gewebe-

zellen ähnliche extranucleäre Gebilde feststellen. Insbesondere fand Goldschmidt (1904) im Plasma stark funktionierender Gewebezellen von *Ascaris* mit Hämatoxylin stark färbbare Gebilde auf, welche er mit dem Chromidialapparat der Protozoen vergleichen zu können glaubte. Auch für Goldschmidt steht fest, daß diese Chromidialstränge oder -fäden bei *Ascaris* aus dem Kern ausgestoßene Chromatinkörper darstellen. Er glaubte nämlich die Bildung der Chromidien aus Kernsubstanz mehrfach direkt nachweisen zu können. Nach Goldschmidt steht der Chromidialapparat, die Chromidien, im engsten Zusammenhange mit den verschiedenen Funktionszuständen der Zelle. Die Fähigkeit der Chromidienbildung kommt deshalb auch nur stark funktionierenden Zellen, wie Drüsen-, Muskelzellen usw., zu. Bei diesen Zellen erscheinen die Chromidien immer während einer starken Inanspruchnahme der Zellfunktion, indem ein Austritt von Chromatinsubstanz aus dem Kern ins Plasma stattfindet.

Nach dieser Darstellung brauche ich nicht noch besonders zu betonen, daß unsre Ectosomen zu den unter der Bezeichnung Chromidien zusammengefaßten Gebilden nicht zu rechnen sind. Scheint doch die Entstehungsweise und Herkunft beider Gebilde prinzipiell verschieden zu sein. Nach den übereinstimmenden Angaben der Chromidienforscher (Hertwig, Goldschmidt, Popoff) sollen ja die Chromidien aus Chromatinsubstanz bestehen, welche zu gewissen Zeiten aus dem Kern ins Zellplasma übertritt, wie ein ähnlicher Austritt von Kernsubstanz in ungelöster oder gelöster Form von den verschiedensten Forschern (van Bambeke, Blochmann usw.), namentlich in jungen Eizellen, beobachtet worden ist. Ich habe aber schon oben dargelegt, daß die Ectosomen bei den Copepoden sicher nicht direkt von den Kernsubstanzen abstammen, wenigstens ließ sich kein einziger Befund auffinden, welcher auf eine derartige Bildung der Körnchen hinweisen würde. Bei *Cyclops fuscus* var. *distinctus* (Fig. 2 und 3), *C. albidus* (Fig. 32—34) und bei *Diaptomus coeruleus* (Fig. 66 und 67) haben wir ja die Produktion der Ectosomen während der ersten Furchungsteilung genau studieren können; eine Abstammung der Körnchen vom Kern infolge Übertritt von Kernsubstanzen (Nucleolar- oder Chromatinsubstanz) ins Zellplasma, wie es bei der Chromidienbildung angegeben wird, ist aber nach diesen Bildern vollkommen ausgeschlossen; man gewinnt im Gegenteil entschieden den Eindruck, daß die Körnchen ganz unabhängig von den Kernsubstanzen, völlig autogen, im Zellplasma entstehen.

Daß auch gelegentlich und zwar offenbar pathologischerweise bei den Copepoden, ähnlich wie bei der Chromidienbildung, durch irgend-

welche Ursachen eine Ausstoßung von Chromatinsubstanz aus dem Kern ins Plasma stattfindet, ergeben die Bilder der Fig. 65a—d. Ich habe hier eine Anzahl in den verschiedensten Teilungsphasen begriffener Kerne abgebildet, welche einem ungefähr im XVI-Zellenstadium befindlichen Ei von *Canthocamptus staphylinus* entnommen sind. An diesen Kernen läßt sich nun dieselbe Erscheinung konstatieren, welche schon Häcker (1894) in einer Mitteilung über pathologische Kernteilungsphasen bei einigen Exemplaren von *Cyclops strenuus* beschrieben hat, und welche vor kurzem von Schiller (1909) ebenfalls aufgefunden wurde, und zwar auch bei Eiern von *C. strenuus*.

Wie sich an der Figurenreihe 65a—d deutlich verfolgen läßt, werden während der Prophasen der Teilung zahlreiche Chromatinpartikelchen von der Hauptmasse der Chromatinsubstanz abgesprengt. Diese werden dann gegen die Kernmembran gedrängt, und bei der Teilung werden sie vollends in den Zellraum hinausgestoßen. Es findet also hier, ganz wie bei der Chromidienbildung, eine Ausstoßung von Chromatinsubstanz aus dem Kern in das Zellplasma statt. Daß es sich hierbei um eine pathologische Erscheinung handelt, liegt auf der Hand, und Schiller glaubt diese pathologischen Vorgänge auf die Wirkung einer erhöhten Temperatur, welcher die sich entwickelnden Eier ausgesetzt waren, zurückführen zu können, wofür allerdings noch der strenge experimentelle Beweis aussteht.

Ich habe diesen Befund bei *Canthocamptus* deshalb angeführt, um die Verschiedenheit der Entstehungsweise dieser den Chromidien ähnlichen Gebilde (Fig. 65) und derjenigen der Ectosomen zu demonstrieren. Bei den in Fig. 65 dargestellten Gebilden läßt sich deren Abstammung aus dem Chromatin des Kernes deutlich verfolgen; wäre nun für unsre Ectosomen dieselbe Entstehungsweise anzunehmen, so müßte sich doch dieselbe ebenfalls mehr oder weniger deutlich auf den Präparaten nachweisen lassen, was aber, wie gezeigt wurde, nicht der Fall ist. (Vgl. die Fig. 2 und 3, 32—34, 66 und 67.)

„ Ein Gegensatz zwischen den Chromidien und den Ectosomen besteht auch weiterhin in der Art der Lagerung der beiden Gebilde im Zellraum. Während die Chromidien vollständig regellos im ganzen Zellraum zerstreut liegen, ist für die Ectosomen eine gewisse gesetzmäßige Lagerung im Zellplasma charakteristisch. Die Ectosomen sammeln sich immer nur um einen Spindelpol der Teilungsfigur der Keimbahnzellen an.

Von Interesse für unsre Betrachtungen sind nun auch die neuerdings namentlich von Meves (1900, 1907, 1908) unter dem Namen Mitochondrien, Chondriosomen beschriebenen extranucleären Gebilde. Im Zell-

plasma der Samenzellen zahlreicher Tiere sind derartige Gebilde aufgefunden worden, die als Körnchen, Stränge oder Fäden im ganzen Zellplasma auftreten, und die sich in derselben Weise färben wie das Chromatin des Kernes. Während nun die Chromidienforscher diese Mitochondrien sowohl in morphologischer als auch in funktioneller Hinsicht zu den Chromidialgebilden rechnen, hat Meves (1908) die Chondriosomen zum Ausgangspunkt einer besonderen Vererbungstheorie gemacht. Diese Theorie gründet sich auf folgende Befunde. In sämtlichen Zellen von jungen Wirbeltierembryonen, z. B. von denen des Huhnes, hat man im Zellplasma Gebilde gefunden, welche sich mit den zur Darstellung der Mitochondrien geeigneten Methoden intensiv färben. Meves konnte nun konstatieren, »daß diese Mitochondrien bzw. Chondriosomen, welche in den embryonalen Zellen vorhanden sind, die Anlagesubstanz für die verschiedensten Faserstrukturen, z. B. Myofibrillen, Neurofibrillen, Neurogliafasern, Bindegewebsfasern bilden«, indem sie sich bei der weiteren Differenzierung dieser direkt in die eben genannten Faserstrukturen umbilden. Da aber andrerseits nach Meves die Chondriosomen der embryonalen Zellen teils von den Mitochondrien der männlichen, teils von denen der weiblichen Geschlechtszelle direkt abstammen, so glaubte er schließen zu dürfen, »daß die Chondriosomen eine cytoplasmatische Vererbungssubstanz repräsentieren«.

Bestehen nun zwischen unsern Ectosomen und diesen Chondriosomen irgendwelche nähere Beziehungen? Sind die Ectosomen ebenfalls im Sinne Meves' als eine cytoplasmatische Vererbungssubstanz aufzufassen, insofern als sie die Anlagesubstanz für besondere Zellstrukturen darstellen? Nach allem was wir über unsre Ectosomen wissen, müssen wir alle diese Fragen verneinen; denn erstens sind die Ectosomen vergängliche Gebilde, die nicht am Aufbau von Zellstrukturen beteiligt sind, und zum andern sind die Körnchen bei den Copepoden nur auf eine bestimmte Zellenfolge beschränkt, während die Chondriosomen dagegen in sämtlichen Zellen des Embryos sich vorfinden. Wir haben also offenbar in den Chondriosomen und Ectosomen zwei wesentlich voneinander verschiedene Arten von Gebilden vor uns, denen nicht dieselbe Entstehungsursache und dieselbe Bedeutung zukommt.

Zum Schlusse möchte ich noch auf die eigenartigen extranucleären Gebilde zu sprechen kommen, welche bei der Oogonienbildung in bestimmten Eizellen des Schwimmkäfers *Dytiscus marginalis* auftreten. Diese Gebilde sind schon von Giardina (1901) und in neuester Zeit wieder von Debaisieux (1909) beschrieben worden.

Im Ovarium von *Dytiscus* folgt auf die Zone der oogonialen Teilungen der Keimzellen die Zone der »Differentiation«. Diese Zone der »Differentiation« umfaßt vier Teilungen der Ovogonien, die man als Teilungen der Ovogonie I, Ovogonie II, . . . Ovogonie IV bezeichnen kann. Bei der Teilung der Ovogonie I bildet sich nun während der Prophasen der Teilung aus dem Chromatin des Kernes ein großer chromatischer Körper, »masse chromatique« (Debaisieux), der gegen Schluß der Teilung in das Zellplasma gelangt, und welcher dann bei der Durchschnürung der Zelle dem einen Teilprodukte, der Ovogonie II, zuerteilt wird. Während der drei nächstfolgenden Teilungen wird diese »masse chromatique« immer auf das eine Teilprodukt übertragen, und die Zellen, die bei der Teilung die »masse chromatique« erhalten, sind die Ovogonien III, IV und V, welche eine direkte Zellenfolge darstellen. Bei der IV. Teilung erhält also die Ovogonie V die »masse chromatique«, und diese wird nun zur Ovocyte, während die andern 15 Zellen alle zu Nährzellen werden. Während der Wachstumsperiode gelangt die »masse chromatique« wieder in den Kern, bzw. in das Keimbläschen, wo sie sich in größere und kleinere nucleolenartige Gebilde auflöst.

Die Zellen also, die zu der Ovocyte führen, sind durch das Vorhandensein eines chromatischen Körpers in ihrem Zellplasma ausgezeichnet; wir haben somit einen ausgesprochenen Differenzierungsprozeß der Ovogonien vor uns.

Trotz der äußeren Ähnlichkeit nun, die dieser Vorgang mit den Vorgängen bei der Geschlechtszellendifferenzierung bei den Copepoden aufweist, müssen wir aber eine engere Beziehung zwischen beiden Befunden ablehnen, denn die »masse chromatique« entsteht ja, wie Debaisieux genau beweisen konnte, aus dem Chromatin des Kernes und geht schließlich wieder in den Kern zurück, ein Verhalten, welches in prinzipiellem Gegensatz zu dem der Ectosomen steht.

Wir haben bis jetzt eine Reihe von Vermutungen bezüglich der Herkunft und Natur der Außenkörnchen aufgestellt, sind aber immer wieder zu einem negativen Resultate gekommen. Wir haben gefunden, daß die Bildung der Ectosomen ganz unabhängig von den Kernsubstanzen stattfindet; weiterhin haben wir durch eine genaue Vergleichung unsrer Ectosomen mit andern extranucleären Gebilden, wie Chromidien, Mitochondrien, Chondriosomen, gefunden, daß die Körnchen in den Keimbahnzellen der Copepoden diesen Gebilden nicht zuzurechnen sind, und daß also der Ectosomenerscheinung eine andre physiologische Ursache zugrunde liegen muß als der Chromidien- oder der Chondriosomenerscheinung.

Was sind nun aber die Außenkörnchen und auf welche Weise entstehen sie?

Aus dem ganzen Verlaufe der Körnchenentwicklung geht nun soviel mit Sicherheit hervor, daß man es bei den Ectosomen mit vergänglichen Gebilden zu tun hat, denen keine weiteren Funktionen zukommen, die im Leben der Zelle nicht weiter verwendet werden. In den Prophasen der Kernteilung entstehen die Körnchen zunächst als feine Tröpfchen im Zellplasma; im weiteren Verlauf der Teilung erfahren sie dann noch eine Zunahme, bis sie ungefähr im Stadium des Dyasters ihre höchste Entwicklung erreicht haben. Von hier ab beginnt der regressive Prozeß der Körnchen: sie fließen zu größeren, unförmigen Klumpen zusammen, welche vom Zellplasma allmählich vollständig resorbiert und aufgelöst werden. Bei der nächsten Teilung der Keimbahnzelle erscheinen dann die Ectosomen wieder von neuem. Um ein einfaches Unsichtbarwerden während der Zellenruhe, wie es z. B. vom Centrosoma von vielen Forschern angenommen wird, kann es sich bei den Ectosomen nicht handeln, denn vielfach konnten ja neben den neuen, frisch entstandenen Ectosomen noch die Überreste der Ectosomen der letzten Körnchenzelle nachgewiesen werden. Es erfolgt also bei jedem neuen Teilungsschritte tatsächlich eine Neubildung und Wiederauflösung der Körnchen.

Gestützt auf diese Tatsachen, möchte ich nun die Ansicht vertreten, daß die Ectosomen als Abscheidungen, Endprodukte des Kern-Zelle-Stoffwechsels aufzufassen sind, welche zu bestimmten Zeiten im Plasma der Zelle zur Abscheidung gelangen und wieder aufgelöst werden.

Zur besseren Begründung dieser Auffassung mögen die folgenden Erörterungen dienen.

Wenn die Annahme richtig ist, daß die Ectosomen wirklich Endprodukte des Stoffwechsels darstellen, so wird man mit der Möglichkeit rechnen dürfen, daß sie normalerweise durch den Atmungsprozeß beseitigt (verbrannt) werden und so ist zu erwarten, daß sie sich bei vermindertem Sauerstoffzutritt in größerer Menge als im normalen Zustande ansammeln, da dann diese Abscheidungen des Stoffwechsels infolge Sauerstoffmangels nicht rasch genug verbrannt werden können, und umgekehrt ist daran zu denken, daß die Ectosomen bei erhöhtem Sauerstoffzutritt rascher verbrannt werden als für gewöhnlich, und daß sie sich dann in geringerer Menge vorfinden als unter normalen Verhältnissen.

Um mir über diese Verhältnisse Klarheit zu verschaffen, habe ich folgende Experimente ausgeführt. Ich ließ einerseits Eier in einer an

Sauerstoff verminderten Atmosphäre einige Zeitlang sich entwickeln und andrerseits ebenso in einer an Sauerstoff sehr reichen Atmosphäre; bei dem ersten Versuch dienten mir die Gase Kohlensäure und Stickstoff, und bei dem zweiten Versuch habe ich reines Sauerstoffgas angewandt.

Zuerst einiges über die Methoden bei diesen Experimenten.

Eine Gaskammer, welche mit einem Zu- und Ableitungsrohr versehen war, füllte ich ungefähr zur Hälfte mit Wasser. In eine solche Kammer brachte ich einige weibliche Tiere, welche kurz vorher ihre Eisäckchen gebildet hatten. Einer Beeinträchtigung ihrer Bewegungsfreiheit waren die Tiere in der Gaskammer nicht ausgesetzt, sie schwammen vielmehr ganz munter herum. Das Zuleitungsrohr der Kammer verband ich hierauf mit einem Apparat, welcher die betreffenden Gase, Sauerstoff, Stickstoff oder Kohlensäure, enthielt. Die Gase strömten dann durch die Kammer hindurch und zogen durch das Ableitungsrohr ab. Das Wasser, in welchem die Tiere sich befanden, war somit vollständig umgeben mit reinem CO_2-, N- oder O-Gas, und ich richtete es so ein, daß auch durch das Wasser Gasblasen hindurchzogen. Auf diese Weise ging die Entwicklung der Eier bei CO_2- oder N-Zufuhr jedenfalls in einer sehr sauerstoffarmen und bei O-Gas verhältnismäßig in einer an Sauerstoff sehr reichen Atmosphäre vor sich.

Ich will nun die Ergebnisse der verschiedenen Versuche mitteilen.

Fig. 86 stellt ein Ei von *Cyclops viridis* dar, welches etwa 1 Stunde nach der Ablage in die Gaskammer gebracht wurde, durch welche ein kontinuierlicher Kohlensäuregasstrom zog. Das Ei verblieb eine Stunde in der Kammer, worauf es sofort konserviert wurde. Wie auf dem Schnitt, welcher das Stadium der Äquatorialplatte aufweist, zu sehen ist, hat die Entwicklung des Eies in der Kohlensäureatmosphäre auf die Produktion der Körnchen eine ganz den Voraussetzungen entsprechende Wirkung ausgeübt: die Ectosomensubstanz hat sich geradezu in ungewöhnlicher Weise um die eine Sphäre herum angesammelt, in weit stärkerem Maße als in normal sich entwickelnden Eiern.

Wie hat man sich nun diese vermehrte Anhäufung der Körnchensubstanz bei vermindertem Sauerstoffzutritt zu erklären? Vor und während der Teilung der Zelle werden Endprodukte des Stoffwechsels in Form von unsern Körnchen ausgeschieden, welche aber teilweise alsbald wieder vom Plasma aufgelöst werden; durch neue Abscheidungen werden die Körnchen aber immer wieder aufs neue ersetzt, so wie z. B. in einem Gebirgsbach immer wieder die entstehenden und sich auflösenden Schaumbläschen durch neue ersetzt werden. Bei Sauerstoffmangel kann nun die Auflösung der Körnchen vom Plasma nicht rasch genug erfolgen,

und die Folge davon ist, daß sich die Ectosomensubstanz in solchen Eiern in viel größerer Menge ansammelt als in andern Eiern.

Auch auf den Verlauf der Zellteilung übt die Kohlensäureatmosphäre einen hemmenden Einfluß aus. Das Ei in Fig. 86, welches 1 Stunde nach der Ablage in die Gaskammer gebracht wurde, verblieb etwa 1 Stunde darin. Bei einem in gewöhnlichem Wasser sich entwickelnden Ei müßte nach dieser Zeit zum mindesten das II-Zellenstadium erreicht sein, unser Ei dagegen zeigt aber erst die Phase des Muttersterns.

Außer Kohlensäuregas habe ich auch noch mit Stickstoff, einem auf jeden Fall ganz indifferenten Gase, Versuche augestellt (Fig. 87 und 88). Die Eier, die von *Cyclops fuscus* var. *distinctus* abstammen, waren $1^1/_2$ Stunden dem Stickstoffstrome ausgesetzt und waren nach dieser Zeit im zweiten Teilungsschritte begriffen oder hatten ihn eben vollendet. Die Veränderungen, welche sie gegenüber normalen Eiern zeigten, waren sehr bedeutend. Vor allem fällt die Tatsache auf, daß offenbar nur eine Kernteilung, aber keine Plasmazerklüftung eingetreten ist (Fig. 87 und 88), so daß sie völlig ungefurcht erscheinen.

Das in Fig. 87 abgebildete Ei zeigt die Metaphase des zweiten Teilungsschritts. In andern Eiern (Fig. 88) befinden sich die Kerne bereits wieder im Ruhezustand: auch hier sind keine Zellgrenzen vorhanden, und infolgedessen sind die Furchungskerne, beziehungsweise die noch nicht zu Furchungskernen verschmolzenen Gonomeren in unregelmäßigen Haufen ungefähr in der Mitte des Eies angeordnet. Was nun die Ectosomen betrifft, so sind diese auch bei den mit Stickstoff behandelten Eiern in ungewöhnlich starker Weise entwickelt, was wiederum seine Ursache darin haben dürfte, daß das Plasma infolge Sauerstoffmangels die Resorption der Ectosomen nicht bewältigen konnte. Bemerkenswert ist noch die einseitige Lage der Körnchensubstanz an der Peripherie des ungefurchten Eiplasmas.

Ich komme jetzt zur Besprechung der mit Sauerstoffgas behandelten Eier. Bei diesen Eiern bestand nach dem obigen die Möglichkeit, daß die Ectosomen vom Plasma infolge des erhöhten Sauerstoffzutritts sehr rasch aufgelöst (verbrannt) werden, und daß demgemäß weniger Ectosomensubstanz zur Abscheidung gelangt als in normal sich entwickelnden Eiern.

Bei der Untersuchung der so behandelten Eier ergab sich aber, daß sowohl auf die Zellen als auch auf die Produktionsmenge der Ectosomensubstanz die Sauerstoffmenge in gar keiner Weise irgendwelchen Einfluß ausgeübt hatte. Die Eier entwickelten sich vollkommen normal, und die Menge der Körnchensubstanz unterschied sich in keiner Weise von der-

jenigen in normalen Eiern. Ich habe zahlreiche Individuen mit ihren Eiern mit Sauerstoff behandelt, und bei allen konnte ich das gleiche konstatieren, es kann sich also nicht um einen Ausnahmefall handeln. Die Zelle nimmt also, wie dies auch sonst bekannt ist, nicht mehr Sauerstoff auf als sie unbedingt zu ihrem Lebensunterhalt nötig hat, und gegen einen weiteren Zuschuß von Sauerstoff sträubt sie sich.

Im Anschluß an die eben besprochenen Experimente will ich jetzt hier auch die Ergebnisse gewisser Verdauungs- und Färbeversuche mitteilen. Ich will aber gleich bemerken, daß ich diesen Versuchen bei der Entscheidung der Frage nach der Natur und dem Herkommen der Ectosomen keine große Bedeutung zumesse, und nur der Vollständigkeit der Untersuchungen halber habe ich diese Versuche ausgeführt.

Im Kerne finden sich bekanntlich die als Nucleine bekannten Verbindungen, welche aus einem »Eiweißkern«, einer phosphorreichen organischen Säure, zusammengesetzt sind, während das Zellplasma dagegen aus einfachen, phosphorfreien Eiweißkörpern zusammengesetzt ist. Werden nun die Zellen einer künstlichen Verdauungsflüssigkeit ausgesetzt, so werden alle nucleinsäurefreien Eiweißkörper verdaut, während die nucleinsäurehaltigen Verbindungen nicht aufgelöst werden, d. h. der Protoplasmakörper der Zelle wird verdaut, während der Zellkern zurückbleibt. Die Verdauungsversuche sollten mir nun zeigen, ob die Körnchensubstanz gleich wie das Zellprotoplasma verdaut wird oder nicht.

Als Verdauungsflüssigkeit benutzte ich Pepsin-Glyzerin (bezogen von Dr. G. Grübler & Co. in Leipzig). Vor dem Gebrauch wurde dasselbe mit 3 Vol. Wasser, welches mit 0,2% reiner konzentrierter Salzsäure versetzt war, verdünnt (E. Zacharias). Eine solche Flüssigkeit ließ ich nun auf die Eier, welche vorher mit absolutem Alkohol fixiert worden waren, einwirken. Der Versuch schlug aber vollständig fehl. Sowohl das Protoplasma als auch die Ectosomen und natürlich auch die Kernsubstanzen waren nicht im mindesten angegriffen, und nur die Dotterkörner und -schollen wurden verdaut. Ich mochte den Versuch an ganzen Eiern oder an Schnitten ausführen und die Verdauungsflüssigkeit noch so lange einwirken lassen: jedesmal war nur der Dotter verdaut, während alles übrige — Protoplasma, Ectosomen und Zellkern — unverdaut blieb. An der Wirkungsfähigkeit der Verdauungsflüssigkeit konnte das Scheitern des Versuchs nicht liegen, denn es zeigte sich, daß die Muskelzellen, sowie überhaupt alle somatischen Zellen der mitgeschnittenen und gleichzeitig mit den Eiern mitverdauten Copepoden vollständig verdaut bzw. aufgelöst wurden, nur die Kerne der somatischen Zellen sowie der Chitinpanzer und die Ovarialzellen der Copepoden blieben unverdaut.

Dasselbe Ergebnis wie bei Pepsinverdauung hatte ich bei Verdauungsversuchen mit Trypsin-Glyzerin (hergestellt aus Pankreasextrakt): das Plasma der somatischen Zellen (Muskelsubstanz usw.) der Copepoden wurde sehr gut verdaut, während das Plasma der Ovarialzellen und dasjenige der Eier nicht angegriffen wurde.

Zu große Werte möchte ich nun übrigens auf diese Versuche auch nicht legen, denn wenn auch z. B. bei den Versuchen das Plasma und die Ectosomen verdaut worden wären, so könnte man noch lange nicht den Schluß ziehen, daß die Ectosomen nun auch vom Zellplasma abstammten; und umgekehrt wäre, wenn das Plasma verdaut worden wäre, die Ectosomen aber nicht, keineswegs die Schlußfolgerung zu ziehen, daß dann die Ectosomen von den ebenfalls unverdaut gebliebenen Kernsubstanzen herrührten.

Was nun die Ergebnisse der Färbungsversuche anbelangt, so schicke ich voraus, daß bekanntlich das Zellplasma vorzugsweise eine Affinität zu sauren Farbstoffen besitzt, während die Kernsubstanzen mehr die basischen Farbstoffe bevorzugen. Ich führte daher eine Reihe von Doppelfärbungen aus, bei denen je ein basischer und ein saurer Farbstoff zur Anwendung gelangten.

Als erste derartige Doppelfärbung wandte ich Hämatoxylin-Eosinfärbung an. Ich färbte zeitlich nacheinander, zuerst mit Hämatoxylin, das nachher mit etwas angesäuertem Alkohol wieder ausgezogen wurde, und dann mit Eosin. Das Resultat dieser Färbung war aber keineswegs befriedigend. Da nämlich das Hämatoxylin kein ausschließlicher Kernfarbstoff ist, sondern das Protoplasma ebenfalls mitfärbt, was in erhöhtem Maße für das Zellplasma des Eies gilt, so bekam ich für das Plasmamaschenwerk immer eine Mischfarbe von rot und blau, und ebenso nahmen die Ectosomen diese Mischfarbe an.

Mehr Erfolg hatte ich mit der Doppelfärbung Methylenblau-Eosin. Ich färbte wieder zeitlich nacheinander, zuerst mit Methylenblau und dann mit Eosin. Die Chromosomen nahmen dabei eine schön dunkelblaue Färbung an, während sich das Plasma und die Ectosomen schön rot färbten. Die Ectosomen nehmen also dieselbe Farbe an wie das Plasma, wodurch freilich durchaus nicht erwiesen wird, daß die Ectosomen nun auch vom Plasma abstammen.

Endlich habe ich noch mit dem Triacidgemisch Methylgrün-Fuchsin S-Orange nach der Methode von M. Heidenhain gefärbt. Die Färbung mit diesem Gemisch ist besonders günstig, da hier mit beiden Farbstoffen, mit dem sauren und dem basischen, gleichzeitig gefärbt wird. Auch bei dieser Mehrfachfärbung zeigte es sich, daß die Ectosomen die-

selbe Farbe aufnehmen wie das Zellplasma: Plasma und Ectosomen wiesen eine rote Färbung auf, während das Chromatin schön grün gefärbt wurde.

Zur Kenntnis der Plasmastruktur (Promorphologie) des Copepodeneies.

Durch die Befunde bei den Kohlensäure- und Stickstoffversuchen gewinnt die Auffassung, daß die Ectosomen secret- oder excretartige Stoffwechselprodukte darstellen, eine gewisse Stütze. Wie haben wir uns nun aber unter der Voraussetzung, daß sie wirklich solche Stoffwechselprodukte sind, ihr Auftreten in den Keimbahnzellen zu erklären? Wie kommt es, daß immer nur in einer Zellenfolge, in den Keimbahnzellen, und zwar bei diesen wiederum nur in der einen Zellenhälfte, bei der Teilung Endprodukte des Stoffwechsels abgeschieden werden? Wie ist diese besondere Stoffwechseltätigkeit in den Keimbahnzellen gegenüber der in den andern Zellen zu verstehen?

Ich glaube nun, auf alle diese Fragen wird uns eine befriedigende Erklärung, wenn wir für das Copepodenei, ähnlich wie dies auch schon bei zahlreichen andern Eiern festgestellt wurde, eine Zusammensetzung des Plasmas aus qualitativ verschiedenen Plasmaarten annehmen. Nach Loeb und andern besteht das Ei nicht aus einem einfachen, undifferenzierten Protoplasma, wie dies O. Hertwig in seiner Lehre von der »Isotropie des Eiplasmas« annimmt, sondern es lassen sich im Zellplasma des Eies qualitativ verschiedene Plasmaarten, sogenannte »organbildende Substanzen«, feststellen, welche in bezug auf Färbbarkeit und Lichtbrechung sich vom übrigen Zellprotoplasma unterscheiden, und welche bei der Entwicklung verschiedenen Organanlagen (Urzellen) zugewiesen werden.

So hat Driesch (1897) gefunden, daß im Plasma des noch ungefurchten Eies von *Myzostoma* drei durch ihre besondere Färbung ausgezeichnete Substanzen enthalten sind, welche in ganz gesetzmäßiger Weise im Eiplasma verteilt und lokalisiert sind. Bei der Furchung gehen diese drei Substanzen in bestimmte Zellengruppen über. Die eine, schwärzliche, wird in die Somatoblasten, die zweite, helle oder glasartige, in die Entomeren und die dritte, rötliche, in die Mikromeren übergeführt.

Ähnliche Verhältnisse konnte Boveri (1901) im reifen Ei eines Seeigels, *Strongylocentrotus lividus*, feststellen. In diesem Ei lassen sich drei Zonen unterscheiden, welche drei Primitivorganen der Larve entsprechen: die vegetative, unpigmentierte Kappe liefert das primäre Mesenchym, die gelb-rote pigmentierte Zone bildet den Darm und seine Derivate,

und aus der unpigmentierten animalen Eihälfte gehen der Ectoblast und seine Differenzierungen hervor.

Auch Conklin (1905) hat im Ovarialei von *Cynthia* mehrere Plasmaarten auffinden können. Es ließen sich hier sogar sechs durch ihre Farbe und ihr Lichtbrechungsvermögen verschiedene Substanzen im Eiplasma nachweisen. Das Schicksal aller dieser sechs Substanzen ließ sich während der Furchung und ersten Organbildung ganz genau verfolgen, wobei es sich zeigte, daß jede von diesen verschiedenen Plasmaarten zu ganz bestimmten Organanlagen in genetischer Beziehung steht.

In neuester Zeit hat Maas (1908) im Medusenei (*Gergonia* und *Liriope*) die Anlagesubstanz der späteren Gallerte in Form eines besonderen Gallertplasmas auffinden können.

Aus allen diesen Beobachtungen geht nun die hohe Bedeutung des Zellprotoplasmas für die Vererbungsvorgänge hervor, und eine weitere Stütze dieser Tatsache ist durch zahlreiche Experimente erbracht worden. Es sind in dieser Beziehung die sogenannten Anschnittversuche anzuführen, bei denen an befruchteten, aber noch ungefurchten Eiern Teile des Zellplasmas weggeschnitten wurden, worauf man die so verstümmelten Eier sich weiter entwickeln ließ. Es traten dann bei den sich entwickelnden Larven bestimmte Defektbildungen auf.

Crampton (1896) hat gefunden, daß, wenn man am Ei eines marinen Prosobranchiers, *Ilyanassa*, vor oder während des Einschneidens der ersten Furchung den sogenannten Dotterlappen abtrennt, die Mesodermbildung an dem sich entwickelnden Keime ausbleibt. Weiterhin hat Fischel (1897, 1898, 1903) gezeigt, daß das Wegschneiden bestimmter Teile des Dotters am ungefurchten Ctenophorenei einen Ausfall von einer oder mehreren Rippen nach sich zieht. Ähnliche Experimente sind von Wilson und seinen Schülern an den Eiern von Nemertinen (*Cerebratulus*), Annelliden (*Nereis*) und Mollusken (*Patella* und *Dentalium*) ausgeführt worden[1]).

Kehren wir nach diesen Ausführungen jetzt wieder zu unserm Objekte zurück.

Wie ich schon angedeutet habe, erblicke ich nun in der Ectosomenerscheinung einen Beleg dafür, daß auch im Copepodenei bestimmte Teile des Eiprotoplasmas für bestimmte Organanlagen präformiert sind, und daß somit das Copepodenei zu den »Mosaikeiern« zu rechnen ist.

---

[1]) Vergleiche die zusammenfassende Arbeit von Rabl (1905) über »Organbildende Substanzen usw.«

Wie aus den vorliegenden Tatsachen hervorgeht, sind die Ectosomen in den ersten Entwicklungsstadien immer nur auf einen bestimmten Bezirk des Zellplasmas beschränkt. Es beteiligt sich also an diesen Abscheidungen nicht das gesamte Zellplasma, sondern nur jeweils ein ganz bestimmter Teil desselben, welchen ich als besonderes »Körnchenplasma« vom übrigen Zellplasma unterscheiden will, und meine Auffassung ist nun die, daß im Zellplasma des noch ungefurchten Copepodeneies ein vom übrigen Eiplasma qualitativ verschiedenes Körnchenplasma existiert, welches die organbildende Substanz, die Anlagesubstanz für die Geschlechtsorgane darstellt. Bei der Furchung wird dann das Körnchenplasma in ganz gesetzmäßiger Weise innerhalb einer bestimmten Zellenfolge, in der Keimbahn, auf die beiden Urgeschlechtszellen übertragen, und bei dieser Verteilung des Körnchenplasmas auf die Keimbahnzellen werden dann die Ectosomen abgeschieden, so daß diese, die wir nach obigem als Stoffwechselprodukte des Plasmas betrachtet haben, durch ihr Auftreten gewissermaßen den Weg des Körnchenplasmas und damit also der Anlagesubstanz für die Geschlechtsorgane kennzeichnen oder signalisieren.

Die Gründe, warum das Körnchenplasma während der Teilung die Ectosomen als Stoffwechselprodukte ausscheidet, sind vor der Hand ganz unbekannt[1]).

Über die weitere Frage, welche Kräfte bei der Verlagerung des Körnchenplasmas in den Keimbahnzellen auf die eine Zellhälfte mitwirken, lassen sich nur Vermutungen aufstellen. Es kann dabei der Teilungsapparat eine Rolle spielen, insofern als die eine Sphäre einen stärkeren Einfluß auf das Körnchenplasma ausübt als die andre. Man müßte dann eben eine Ungleichartigkeit der beiden Centren der Keimbahnzellen an-

---

[1]) Man könnte sich vielleicht folgendes vorstellen: In der Körnchenzelle muß bei der Teilung derselben das Körnchenplasma vom übrigen Plasma geschieden werden, d. h. das Körnchenplasma wird immer in die eine Hälfte der Zelle transportiert. Dieser Umordnungsprozeß mag nun eine erhöhte Stoffwechseltätigkeit in den Körnchenzellen zur Folge haben, welche dann bewirkt, daß das Körnchenplasma die Ectosomen als Abscheidungsprodukte hinterläßt. Die Tatsache, daß die Ectosomen meist erst während der Kernteilung abgeschieden werden, also zu einer Zeit, wo die Stoffwechselvorgänge in der Zelle zwischen Kern und Zellplasma am geringsten sind, läßt sich vielleicht dadurch erklären, daß schon während der Zellenruhe infolge der Stoffwechselbeziehungen zwischen Kern und Körnchenplasma die Ectosomensubstanz in vorerst unsichtbarer Weise (flüssiger Form) zur Abscheidung gelangt, und daß erst durch die Bewegungsvorgänge, welche bei der Kernteilung im Zellkörper entstehen, gewissermaßen ein »Auskristallisieren« der Ectosomensubstanz in Form von Körnchen stattfindet.

nehmen, was ja auch schon bei andern Objekten festgestellt wurde. Bei manchen Objekten ließ sich schon äußerlich diese Ungleichartigkeit der Centren an der verschiedenen Größe der beiden Astern entnehmen. (Vergleiche die Entwicklung von *Asplanchna* von Jennings, 1886. Hier ist in der zur Entodermanlage führenden Zellenfolge während der ersten drei Furchungsteilungen der eine Aster immer größer als der andre). In andern Fällen dagegen (z. B. im Nematodenei, Ziegler, 1895) sind die beiden Centren gleich groß, und die Verschiedenheit der Centren ist nur aus der auffallenden Unsymmetrie der Zellteilung zu erschließen.

Bei der Teilung der letzten Körnchenzelle, der Stammzelle *S* der Urgenitalzellen, treten, im Gegensatz zu den früheren Teilungen der Keimbahnzellen, die Körnchen allseitig im Zellraum auf. Diese Erscheinung läßt sich mit der Annahme eines besonderen Körnchenplasmas ebenfalls gut erklären. Das Plasma der *S*-Zelle kann hiernach nur noch aus dem Körnchenplasma, der Anlagesubstanz für die Urgeschlechtszellen, bestehen, und zwar ist das gesamte Körnchenplasma in dieser Zelle als der letzten Stammzelle der Urgenitalzellen vereinigt; bei der Teilung wird dann dieses auf die zwei Urgeschlechtszellen gleichmäßig verteilt, wodurch die allseitige Abscheidung der Ectosomen im Zellraum verständlich wird. Daß zuweilen das Körnchenplasma bei der Teilung der *S*-Zelle keine Ectosomen mehr produziert, haben wir bei *Diaptomus coeruleus* gefunden, wie dies aber im einzelnen zu erklären ist, darüber möchte ich keine weiteren Vermutungen aufstellen. Auch bei den späteren Teilungen der Urgeschlechtszellen, durch welche die Gonaden ihre Entstehung nehmen, treten, wenigstens bei *Diaptomus coeruleus*, keine Körnchen mehr auf; jedoch scheinen in dieser Beziehung unter den einzelnen Arten Verschiedenheiten zu bestehen: Häcker fand bei *Diaptomus denticornis*, daß während der Teilung der Urgeschlechtszellen im Plasma wieder extranucleäre Abscheidungen hervortreten, welche dann aber bei den weiteren Teilungen der Urkeimzellen nicht mehr zum Vorschein kommen.

Wenn wir die Hypothese von der Ungleichwertigkeit der beiden Centren in den Körnchenzellen aufrecht erhalten wollen, so müssen wir nach den obigen Befunden für die Centren der *S*-Zelle gleiche Potenzen annehmen. Dieser Annahme steht auch weiter nichts im Wege, da ja auch die Teilprodukte der *S*-Zelle im Gegensatz zu den Teilprodukten der früheren Keimbahnzellen gleichartig sind, was dann wohl auch eine Gleichartigkeit ihrer beiden Centren bedingt.

Bei *Diaptomus coeruleus* werden die Ectosomen schon während der Copulation der Geschlechtskerne produziert und aus dieser Tatsache geht

hervor, daß das Körnchenplasma, ähnlich wie die organbildenden Substanzen in andern Eiern, schon im ungefurchten Ei vorhanden ist, wobei es einen bestimmten Bezirk an der Eiperipherie einnimmt. Diese Lagerung des Körnchenplasmas an der Eiperipherie kommt auch bei den mit Stickstoffgas behandelten Eiern wieder zum Vorschein (Fig. 87 und 88); bei diesen Eiern werden keine Zellgrenzen gebildet, und das körnchenproduzierende Plasma kann daher nicht auf bestimmte Zellen übertragen werden, sondern behält seine ursprüngliche Lage mehr oder weniger an der Peripherie des Eies bei. Bei normal sich entwickelnden Eiern erfährt aber das Körnchenplasma während des Furchungsprozesses eine andauernde Verlagerung, indem es immer von einer Körnchenzelle in die andre transportiert wird.

Im Vorstehenden ist nun eine Reihe von Hypothesen aufgestellt worden, um die Ectosomenerscheinung in den Keimbahnzellen des Copepodeneies zu erklären. Ich glaubte aber auf Grund der tatsächlichen Befunde die Annahme eines besonderen, vom übrigen Zellplasma qualitativ verschiedenen »Körnchenplasmas« im Copepodenei machen zu dürfen, da sich bei den Copepoden die Geschlechtsorgane in ihren Anlagen bis auf bestimmte Bezirke des noch ungefurchten Eies zurückverfolgen lassen. Das die Anlage der Geschlechtsorgane darstellende Körnchenplasma ist sodann weiterhin, wie ich glaube, durch die Produktion der Ectosomen von dem somatischen Plasma unterschieden.

Analogien zu unserm Fall haben wir in den Eiern von *Myzostoma*, *Cynthia*, *Gergonia*, *Ilyanassa* usw. kennen gelernt, wo ebenfalls schon im ungefurchten Ei bestimmten Organen bestimmte Anlagesubstanzen, beziehungsweise besondere Plasmaarten entsprechen, welche bei der Furchung auf die Urzellen der betreffenden Organe übertragen werden. Es ist nun ganz natürlich, daß sich diese organbildenden Substanzen in den verschiedenen Eiern in verschiedener Weise äußern. So bilden in den einen Fällen (*Myzostoma*, *Cynthia*) die organbildenden Substanzen Pigmentkörnchen, so daß sie dauernd in dieser Weise schon äußerlich zu erkennen sind, in andern Fällen dagegen (Copepodenei) besitzen die organbildenden Substanzen die Fähigkeit, nur zu gewissen Zeiten Stoffwechselprodukte abzuscheiden, und in wieder andern Fällen (*Ilyanassa*-, *Beroë*-Ei) äußern sich die organbildenden Substanzen überhaupt nicht in einer sichtbaren Weise.

Eine endgültige Lösung des Problems ist auch bei den Copepoden wohl nur auf experimentellem Wege zu erhoffen: wenn es gelingen würde, an dem ungefurchten Copepodenei den Teil des Dotters wegzuschneiden, der gerade das »Körnchenplasma« enthält, so müßte, wenn wirklich eine

besondere Anlagesubstanz für die Geschlechtsorgane im Ei existiert, bei den sich entwickelnden Larven ein Ausfall der Geschlechtszellen eintreten.

Bei den von mir untersuchten Süßwasser-Copepodenarten waren aber derartige Experimente infolge der besonderen biologischen Bedingungen, unter denen sich die Eier entwickeln, ausgeschlossen, und es muß in dieser Richtung wohl auf die Gunst andrer Objekte gerechnet werden.

Über das Vorkommen ähnlicher Körnchenbildungen im Tierreich.

Aus der Literatur sind mir bis jetzt mehrere Fälle bekannt geworden, bei denen ebenfalls die Anlage bestimmter Organe in frühen Stadien durch das Auftreten von Körnchenbildungen, welche mit den Ectosomen eine größere Ähnlichkeit besitzen, zum Ausdruck kommt.

Unter den Gasteropoden scheinen derartige Körnchenbildungen sehr verbreitet zu sein. So hat z. B. Blochmann (1882) bei *Neritina fluviatilis* gefunden, daß beim Übergang vom II- zum IV-Zellenstadium in den beiden Zellen an gewissen Stellen des Plasmas stark lichtbrechende Körnchen auftreten. Diese Körnchen werden im Verlaufe der Entwicklung ganz gesetzmäßig auf zwei Zellen, die sogenannten Urvelarzellen, übertragen, aus denen später sich die Zellen des Velumsaums bilden. Es handelt sich also bei *Neritina* auch um eine in sehr frühen Stadien hervortretende Organdifferenzierung, welche in Körnchenbildungen zutage tritt.

Große Ähnlichkeit mit den Ectosomen der Copepoden zeigen die Körnchenbildungen, die während der Entwicklung des Eies von *Physa fontinalis* L. (Wierzejski 1905) in bestimmten Zellen auftreten. Beim Übergang vom IV- zum VIII-Zellenstadium entstehen nämlich bei *Physa* in jeder der vier Zellen an der vegetativen Hälfte der Spindel Gebilde, welche Wierzejski auf Grund der großen Ähnlichkeit, welche diese mit den Körnchen der Copepoden besitzen, geradezu Ectosomen nennt. Bei der Durchschnürung der Zellen gelangen diese Ectosomen in die Macromeren (Entomeren) des vegetativen Poles des Eies, wo sie während der Ruheperiode der Zellen als dunkler gefärbte Flecken zu erkennen sind. Während der nächstfolgenden Stadien, vom VIII- bis XXIV-Zellenstadium, erscheinen sie während der Übergangs- und Ruhestadien immer wieder in derselben Lage. Im XXIV-Zellenstadium wandern sie dann von der Basis der vier Macromerenzellen in die Spitzen derselben, wo sie allmählich verschwinden. Wierzejsky nimmt an, daß die Ectosomen aufgelöst und auf einigen Zellen des Ectoderms verteilt werden.

Es liegt hier also auch »ein exquisiter Differenzierungsprozeß der Blastomeren« vor, der sich im Auftreten von Körnchen äußert.

Endlich sind noch Körnchenbildungen im Ei von einem Rädertier, *Asplanchna Henrikii de Guerne*, von Jennings (1896) beschrieben worden.

Im VIII-Zellenstadium tritt zu Beginn der Teilung in einer einzigen Zelle $d^{4.1}$ eine »Körnchenwolke« auf. Diese Körnchen, welche nicht in genetischer Beziehung zum Kern stehen, gelangen dann im siebenten Furchungsstadium in die Zelle $d^{8.3}$, welche im Laufe der Entwicklung den Entodermzellen ihre Entstehung gibt. Also auch hier wieder ein Differenzierungsprozeß eines Organs durch Körnchenbildungen.

Wenn nun auch die Ectosomen bei den Copepoden morphologisch nicht gerade mit den eben besprochenen Gebilden in jeder Beziehung zu identifizieren sind, so glaube ich doch, daß die Ursache aller dieser Bildungen in letzter Linie dieselbe ist: hier wie dort sind die Körnchen nur ein Ausdruck für die Stoffwechselvorgänge, welche sich in der Zelle im Zusammenhang mit den hier vorhandenen, besonderen organbildenden Substanzen bzw. Plasmaarten abspielen, und in allen diesen Fällen handelt es sich jedenfalls jeweils nur um besondere Erscheinungen des Stoffwechsels. Auch Boveri erblickt die Ursache der Chromatindiminution in den Somazellen bei *Ascaris* in dem Einfluß einer in den Somazellen gegebenen, besonderen Plasmabeschaffenheit auf die Chromosomen.

Über die Beziehungen zwischen der Lage der Ectosomen im Ei und der Richtung der ersten Furchungsspindel.

Durch die Anwesenheit eines besonderen »Körnchenplasmas« im ungefurchten Copepodenei würde eine polare Differenzierung des Eies gegeben sein, und es erhebt sich jetzt die Frage: hat die Lage der Körnchen bzw. des »Körnchenplasmas« im Ei irgendwelchen bestimmenden Einfluß auf die Richtung der ersten Furchungsspindel? Wird durch die Lage des »Körnchenplasmas« schon von vornherein die Richtung der ersten Furche bestimmt?

Diese Verhältnisse konnten namentlich bei *Diaptomus coeruleus*, wo die Ectosomen schon vor der Copulation der Geschlechtskerne auftreten, genau studiert werden.

In einer seiner Arbeiten (1896) hat sich Häcker ebenfalls mit der Frage beschäftigt, welche Faktoren die Stellung der ersten Furchungsspindel im Copepodenei bestimmen, und er kam dabei zu folgenden Ergebnissen. Die Eier, welche aus der Oviductöffnung hervorquellen, legen sich innerhalb der gemeinschaftlichen Eisackhülle in mehreren Kolonnen

hinter- und nebeneinander, wobei sie zu wurst- oder biskuitförmigen Körpern zusammengepreßt werden. Diese prismatische Gestalt der Eier wird also lediglich bedingt durch äußere Faktoren (durch die Lage des Eies im Eisack), und weder die Eintrittsstelle des Spermatozoons noch der Ort der Richtungskörperbildung spielt dabei eine bestimmende Rolle. Die erste Furchungsspindel stellt sich nun entsprechend dem O. Hertwigschen Gesetz in die Richtung des längsten Eidurchmessers ein. Die Richtung der ersten Furche ist somit von der Gestalt des Eies und von seiner Lage im Eisack abhängig.

Mit diesen Befunden stehen nun meine Beobachtungen in vollem Einklang. Auch ich habe gefunden, daß sich die erste Furchungsspindel in die Richtung des größten Eidurchmessers einstellt (Fig. 3, 33, 48, 69 u. Textfig. 13). Bestimmte Beziehungen zwischen der Gestalt des Eies und der Lage der Ectosomen lassen sich aber nicht konstatieren, denn man findet bei *Diaptomus coeruleus* (Fig. 66, 67, 68) alle Lageverhältnisse der schon während der Geschlechtskerncopulation auftretenden Ectosomen im Ei; die Ectosomen können sowohl in den in der Längsachse des Eies gelegenen Bezirken der Eiperipherie auftreten als auch in solchen Bezirken, welche in einer zur Längsachse des Eies senkrechten oder schiefen Richtung gelegen sind.

Aus diesen Tatsachen geht also hervor, daß die Richtung der ersten Furche nicht von der Lage des »Körnchenplasmas« im Ei abhängig ist; denn die Richtung der ersten Furchungsspindel ist ja durch die Gestalt des Eies gegeben, welche aber durch die Lage der Körnchen, bzw. des »Körnchenplasmas« nicht bedingt wird.

Ganz ebenso lassen sich keine festen Beziehungen zwischen der Lage der Körnchen und der Lage des vom Ei wieder aufgenommenen zweiten Richtungskörpers aufstellen. Einmal findet man den zweiten Richtungskörper in der Nähe der Ectosomen, das andre Mal hat er sich in der den Ectosomen gegenüberliegenden Eihälfte angesiedelt. Dasselbe gilt auch für die späteren Stadien. In vielen Fällen sieht man den zweiten Richtungskörper in der Körnchenzelle, in andern Fällen dagegen ist er außerhalb der körnchenführenden Zelle zu finden. Eine bestimmte Regel gilt hier nicht; jedoch scheint eine gewisse Vorliebe des Richtungskörpers zur Körnchenzelle vorzuliegen, wie sich aus den zahlreichen Fällen, bei denen der Richtungskörper innerhalb der Körnchenzelle zu sehen ist, ergibt. Im Blastulastadium findet man ihn sehr häufig innerhalb einer der beiden Urgenitalzellen.

Literaturverzeichnis.

Blochmann, Fr. 1882. Über die Entwicklung von Neritina fluviatilis. Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. XXXVI. S. 125—174.

—— 1886. Über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Heidelberg.

Bambeke, C. van. 1893. Elimination d'éléments nucléaires dans l'œuf ovarien de Scorpaena scrofa. Arch. Biol. Tom. XIII. p. 89—124.

Boveri, Th. 1899. Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Berücksichtigung auf die Kernverhältnisse. Festschrift zum 70. Geburtstage von Carl Kupffer. S. 383—430.

—— 1901. Über die Polarität des Seeigeleies. Verh. der phys.-med. Ges. zu Würzburg. Bd. XXXIV. S. 145—176.

Braun, H. 1907. Über die specifischen Chromosomenzahlen in der Gattung Cyclops. Zoolog. Anzeiger. Bd. XXXII. S. 407—412.

—— 1909. Die specifischen Chromosomenzahlen der einheimischen Arten der Gattung Cyclops. Archiv für Zellforschung. Bd. III. S. 449—482.

Conklin, Ed. 1905. Organ-forming Substances in the Eggs of Ascidians. Biolog. Bull. Vol. VIII. Nr. 4. p. 205—230.

Crampton, H. E. 1896. Experimental Studies on Gasteropod. Development. Archiv für Entw.-Mech. Bd. III. S. 1—19.

Debaisieux, P., 1909. Les débuts de l'ovogénèse dans le dytiscus marginalis. La Cellule. Bd. XXV. p. 207—236.

Driesch, H. 1897. Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. Anhang III. Einiges über die Organisation des Eies und über die ersten Entwicklungsvorgänge von Myzostoma. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IV. S. 75—124.

Eigenmann, C. H. 1897. Sex differentiation in the viviparous Teleost Cymatogaster. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IV. S. 125—179.

Fischel, A. 1897. Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei. I. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VI. 1897. S. 109—130 und II.—IV. Bd. VII. 1898. S. 557—630.

—— 1903. Entwicklung und Organdifferenzierung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XV. S. 679—750.

Giardina, A. 1901. Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nell Dytiscus. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiolog. Bd. XVIII. Heft 10/12. S. 417—484.

Goldschmidt, R. 1904a. Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protist.-Kunde. V. Bd. S. 126—144.

—— 1904b. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat. u. Ontg. der Tiere. Bd. XXI. Heft 1. S. 41—134.

Goldschmidt, R. und Popoff, Meth. 1907. Die Caryokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protist.-Kunde. Bd. VIII. S. 321—343.

Grobben, C. 1879. Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris. Arb. Zoolog. Instit. Wien. Bd. II. S. 203—268.

Häcker, V. 1892. Die Kernteilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von Cyclops. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XXXIX. S. 556—581.

—— 1894. Über generative und embryonale Mitosen, sowie über pathologische Kernteilung. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XLIII. S. 759—787.

Häcker, V. 1896. Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von Cyclops. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XLVI. S. 579—618.

—— 1897. Die Keimbahn von Cyclops. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XLIX. S. 35—91.

—— 1899. Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena.

—— 1903. Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXVII. S. 297—400.

—— 1904. Über die in malignen Neubildungen auftretenden heterotypischen Teilungsbilder. Biolog. Centralbl. Bd. XXIV. S. 787—797.

—— 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. d. Zoologie. Bd. I. S. 1—130.

Heidenhain, M. 1907. Plasma und Zelle. Abt. I. Lief. 1. Jena.

Hertwig, O. 1906. Allgemeine Biologie. 2. Aufl. Jena.

Jennings, H. S. 1896. The early development of Asplanchna Henrikii De Guerne. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Vol. XXX. p. 1—117.

Kahle, W. 1908. Die Pädogenesis der Cecidomyiden. Zoologica Stuttgart. Heft 55. 80 S.

Korschelt, E. und Heider, K. 1902. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. Lief. 1.

Loeb, Jacq. 1906. Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig.

Maas, O. 1908. Über den Bau des Medusencies. Verh. d. deutschen Zoolog. Ges. 18. Vers. S. 114—129.

Matscheck, H. 1909. Zur Kenntnis der Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Zoolog. Anz. Bd. XXXIV. S. 42—54.

—— 1910. Über Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Archiv für Zellforschung. Bd. V. S. 37—119.

Metschnikoff, E. 1866. Embryologische Studien der Insekten. Zeitsch. f. wiss. Zoolog. Bd. XVI. S. 389—500.

Meves, Fr. 1900. Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI. S. 553—606.

—— 1907a. Über Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anzeiger. Bd. XXXI. S. 399—407.

—— 1907b. Die Chondriokonten in ihrem Verhältnis zur Filarmasse Flemmings. Anat. Anzeig. Bd. XXXI. S. 561—569.

—— 1907c. Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Archiv f. mikr. Anat. Bd. LXX. S. 414—491.

—— 1908. Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat, Bd. LXXII. S. 816—867.

Pedaschenko. 1898. Die Embryonalentwicklung und Metamorphose von Lernaea brachialis L. Trav. Soc. Imp. Natural St.-Pbourg. Vol. XXIV. Livr. 4. p. 1—246. Résumé p. 247—310.

Popoff, Meth. 1907. Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Archiv. f. mikr. Anat. Bd. LXX. S. 43—129.

Rabl, C. 1906. Über »Organbildende Substanzen« und ihre Bedeutung für die Vererbung. Leipzig.

Rückert, J. 1895. Zur Befruchtung von Cyclops strenuus Fisch. Anat. Anzeig. Bd. X. S. 708—720.
Schiller, J. 1908. Über künstliche Hervorrufung von Vierergruppen bei Cyclops. Zoolog. Anzeig. Bd. XXXII. S. 616—621.
— 1909. Über künstliche Erzeugung »primitiver« Kernteilungsformen bei Cyclops. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXVII. Hft. 4. S. 561—609.
Schmeil, O. 1892. Deutschlands freilebende Süßwasser-Copepoden. Bibliotheca Zoologica. 1892—1896.
Verworn, M. 1901. Allgemeine Physiologie. 3. Auflage. Jena.
Wassilieff, A. 1907. Die Spermatogenese von Blatta germanica. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXX. S. 1—42..
Wierzeyski, A. 1905. Embryologie von Physa fontinalis L. Zeitschrift f. wissensch. Zoolog. Bd. LXXXIII. S. 502—706.
Wilson, E. B. 1904. The Cell in Development and Inheritance. II. Edit., New York.
—— 1905. The problem of Development. Science N. S. Vol. XXI. p. 281—294.
Wolf, E. 1905. Die Fortpflanzungsgeschichte unserer einheimischen Copepoden. Zoolog. Jahrbücher. Bd. XXII. S. 1—180.
Ziegler, H. E. 1895. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. Bd. LX. S. 351—410.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVII—XXX.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

R = Zweiter Richtungskörper; E = Urentodermzelle; E_1, E_2—E_4 = Abkömmlinge der E-Zelle; S = Stammzelle der Urgeschlechtszellen; Ug = Urgeschlechtszellen.

Sämtliche Figuren sind nach Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 1 mittels Camera gezeichnet. Bei den Figuren, die nicht in dieser Vergrößerung gezeichnet sind, sind die Vergrößerungen besonders angegeben. Meist stellen die Figuren Abbildungen je eines Schnittes dar. Die Körnchenzellen und die Urgeschlechtszellen tragen einen roten Ton, die Somazellen einen grauen.

Tafel XXVII.

Fig. 1—18. *Cyclops fuscus* var. *distinctus*.

Fig. 1. Stadium I. Copulation der Geschlechtskerne.

Fig. 2. Stad. I. Vorbereitung des ersten Furchungskerns zur Teilung. Phase der Diakinese. Erstes Auftreten der Ectosomen.

Fig. 3. Stad. I—II. Äquatorialplatte. Höchste Entfaltung der Ectosomen. R = Zweiter Richtungskörper, welcher in das Eiinnere wieder eindringt.

Fig. 4. Stad. II. Die Tochterdoppelkerne haben sich eben wieder neu gebildet. Zusammenfließen der Ectosomen zu unförmigen, größeren Brocken.

Fig. 5. Stad. II. Lockeres Knäuelstadium. Im körnchenführenden Produkte immer noch einige alte Brocken.

Fig. 6. Stad. II—IV. Die Kerne haben die Phase der Diakinese erreicht. In der Körnchenzelle nebeneinander neue, frisch entstandene Ectosomen und noch Überreste der alten.

Fig. 7. Stad. II—IV. (kombiniert aus zwei Schnitten). Dicentrische Wanderungen der Chromosomen. Höchste Entfaltung der Ectosomen. Die Körnchenzelle zeigt schon eine geringe Phasendifferenz.

Fig. 8. Stad. IV. Rekonstitution der Tochterdoppelkerne. Auflösung der Ectosomen.

Fig. 9. Stad. IV. Die Kerne befinden sich in Ruhe. In der Körnchenzelle die Überreste der Ectosomen.

Fig. 10. Stad. IV—VIII. Die Kerne befinden sich im diakinetischen Stadium. Hervortreten von neuen Ectosomen.

Fig. 11. Stad. IV—VIII. Dicentrische Wanderung der Chromosomen. In der Körnchenzelle sind immer noch Überreste von alten Körnchen zu sehen. Die Phasendifferenz der Körnchenzelle hat sich vergrößert.

Fig. 12. Stad. VIII. Die Tochterdoppelkerne sind im Ruhezustand. In der Körnchenzelle Auflösung der Ectosomen.

Fig. 13a. Stad. XVI. Alle Zellen zeigen das Ruhestadium mit Ausnahme der Körnchenzelle, welche erst die Phase des Dispirems erreicht hat.

Fig. 13b. Stad. XVI. Oberflächenbild. Die Teilung der Körnchenzelle vollendet.

Fig. 14. Stad. XVI—(XXVIII, *E*, *S*). Beginn des fünften Furchungsschritts. *E* und *S* = Abkömmlinge der Körnchenzelle des Stadiums XVI. *S* ist das körnchenführende Produkt, *E* das körnchenfreie.

Fig. 15a und 15b. Stad. (XXVIII *E*, *S*)—(XXVIII, 2 *E*, *S*). (zwei aufeinanderfolgende Schnitte). Teilung der *E*-Zelle, die Richtung der Spindel ist senkrecht zur Zeichnungsebene. Schluß des fünften Teilungsakts.

Fig. 16a. Stad. (XXVIII 2 *E*, *S*)—(LVI, 2 *E*, *S*). Beginn des sechsten Furchungsschritts. Ganz beträchtliche Phasenunterschiede zwischen den einzelnen Blastomeren.

Fig. 16b. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Äquatorialplatte einer dem Ei der Fig. 16a zugehörigen Furchungszelle stärker vergrößert. Es lassen sich elf Chromosomen hier feststellen.

Fig. 17. Stad. (LVI, 2 *E*, *S*)—(LVI, 4 *E*, *S*). Ende des sechsten Teilungsschritts. Teilung der zwei *E*-Zellen.

Fig. 18. Stad. (LVI, 4 *E*, *S*)—(LVI, 4 *E*, 2 *Ug*). Oberflächenbild. Ende des sechsten Teilungsschritts. Die *S*-Zelle teilt sich in die beiden definitiven Urgenitalzellen, wobei Ectosomen im ganzen Umkreise der Teilungsfigur erscheinen.

Tafel XXVIII.

Fig. 19—27. *Cyclops fuscus* var. *distinctus*.

Fig. 19. Stad. (LVI, 4 *E*, 2 *Ug*)—(CXII, 4 *E*, 2 *Ug*). Beginn des siebenten Teilungsakts. Die den *Ug*-Zellen gegenüber liegenden Blastomeren beginnen mit der Teilung zuerst.

Fig. 20. Stad. (XXVIII 2 *E*)—(LVI, 2 *E*, 2 *Ug*). Sechster Teilungsschritt. In diesem Ei teilt sich die *S*-Zelle ausnahmsweise schon in diesem frühen Stadium.

Fig. 21. Stad. (LVI, 4 *E*, 2 *Ug*). Ausnahmsweise frühe Bildung der *Ug*-Zellen.

Fig. 22. Stad. (CXII, 4 *E*, 2 *Ug*)—(CXII, 8 *E*, 2 *Ug*). Die Teilung des siebenten Furchungsschritts greift nun auch auf die vier *E*-Zellen über.

Fig. 23. Stad. (CXII, 8 *E*, 2 *Ug*). Der siebente Furchungsakt ist abgeschlossen. Die *Ug*-Zellen rücken allmählich in die Tiefe.

Fig. 24. Stad. (CXX, 2 *Ug*)—(CCXL, 2 *Ug*). Achter Teilungsschritt. Die Zellen der Rückenseite des Embryos fangen mit der Teilung an.

Fig. 25. Stad. (CCXL, 2 *Ug*). Der achte Teilungsschritt ist abgeschlossen.

Fig. 26a. Stad. (CCXL, 2 *Ug*)—(CDLXXX, 2 *Ug*). Neunter Teilungsschritt. Der Gastrulationsprozeß ist in vollem Gange. Die zwei *Ug*-Zellen stellen sich den Entodermzellen entgegen, es kommt deshalb zu einer Bechergastrula.

Fig. 26b. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Eine der beiden Urgeschlechtszellen der Fig. 26a mit ihrem Kerne vergrößert dargestellt. Im Kern sind elf Chromosomen zu zählen.

Fig. 27a. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Urgeschlechtszelle mit ihrem Kern von einem Embryo. Die chromatische Substanz ist in »vierergruppenartigen Gebilden« angeordnet.

Fig. 27b. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Urgeschlechtszelle mit Kern eines etwas weiter entwickelten Embryos. Anordnung des Chromatins in zwei getrennte, dichte Knäuelfiguren.

Fig. 27c. (Leitz hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Urgeschlechtszelle mit Kern eines Embryos von *Cyclops insignis*. »Vierergruppen« im Kern.

Fig. 28—31. *Cyclops viridis.*

Fig. 28. Stad. (CXX, 2 *E*, *S*)—(CXX, 4 *E*, *S*). Endphase des siebenten Teilungsschritts; die 2 *E*-Zellen teilen sich eben. *S*-Zelle verharrt noch in Ruhe.

Fig. 29. Stad. (CXX, 4 *E*, *S*). Der siebente Teilungsakt ist abgeschlossen.

Fig. 30. Stad. (CXXIV, *S*)—(CCXLVIII, *S*). Beginn des achten Teilungsschritts.

Fig. 31a. Stad. (CCXLVIII, *S*)—(CCXLVIII, 2 *Ug*). Die Teilung des achten Furchungsschritts greift nun auf die Entodermzellen über, ebenso teilt sich jetzt auch die *S*-Zelle.

Fig. 31b. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Die Äquatorialplatte einer sich teilenden *S*-Zelle. Ungefähr zwölf längsgespaltene Chromosomen.

Fig. 32—40. *Cyclops albidus.*

Fig. 32. Stad. I. Übergang der diakinetischen Phase zur Asterphase. Erstes Auftreten der Ectosomen in Form von ganz feinen Tröpfchen.

Fig. 33. Stad. I—II. Äquatorialplatte. Zunahme der Ectosomen.

Fig. 34. Stad. I—II. Dicentrische Wanderung der Chromosomen. Höchste Entwicklung der Ectosomen.

Fig. 35. Stad. II. Neubildung der Tochterdoppelkerne. Auflösung der Ectosomen.

Fig. 36. Stad. II. Ruheperiode der Kerne. Ectosomen vollständig verschwunden.

Fig. 37. Stad. XVI. Sehr späte Teilung der Körnchenzelle.

Fig. 38. Stad. (XIV, *E*, *S*)—(XXVIII, *E*, *S*). Beginn des fünften Teilungsakts.

Fig. 39. Stad. (XXVIII, *E*, *S*)—(XXVIII, 2 *E*, *S*). Ende des fünften Teilungsschritts.

Fig. 40. Stad. (XXVIII, 2 *E*, *S*)—(LVI, 2 *E*, *S*). Beginn des sechsten Furchungsschritts.

Tafel XXIX.

Fig. 41—47. *Cyclops albidus.*

Fig. 41. Stad. (LVI, 2 *E*, *S*)—(LVI, 4 *E*, *S*). Immer noch sechster Teilungsschritt.

Fig. 42. Stad. (LVI, 4 *E*, *S*)—(LVI, 4 *E*, 2 *Ug*). Ende des sechsten Teilungsschritts. Die *S*-Zelle teilt sich jetzt in die zwei *Ug*-Zellen.

Fig. 43. Stad. (LVI, 4 *E*, 2 *Ug*)—(CXII, 4 *E*, 2 *Ug*). Beginn des siebenten Teilungsschritts.

Fig. 44. Stad. (CXX, 2 *Ug*). Der siebente Furchungsschritt ist abgeschlossen.

Fig. 45. Stad. (CXX, 2 *Ug*)—(CCXL, 2 *Ug*). Achter Teilungsschritt.

Fig. 46. Stad. (CCXL, 2 *Ug*). Achter Teilungsschritt abgeschlossen.

Fig. 47. Dreigliederiges Embryostadium.

Fig. 48—53. *Cyclops fuscus.*

Fig. 48. Stad. I—II. Dyasterfigur. Ectosomen um die eine Sphäre.

Fig. 49. Stad. II—IV. Dicentrische Wanderung der Chromosomen. Die Körnchenzelle ist hinter ihrer Schwesterzelle in der Furchung etwas zurück.

Fig. 50. Stad. XXXII. Ende des fünften Teilungsakts. Körnchenzelle zeigt eine ganz bedeutende Phasendifferenz.

Fig. 51. Stad. (XXX, *E*, *S*)—(LX, *E*, *S*). Beginn des sechsten Teilungsakts.

Fig. 52. Stad. (CXX, 4 *E*, *S*)—(CXX, 4 *E*, 2 *Ug*). Schluß des siebenten Furchungsschritts. Die *S*-Zelle teilt sich eben.

Fig. 53. Stad. (CXXIV, 2 *Ug*). Achter Teilungsakt ist abgeschlossen. Die *Ug*-Zellen sind etwas in die Tiefe gerückt.

Fig. 54—60. *Cyclops strenuus.*

Fig. 54. Stad. I. Copulation der Geschlechtskerne. Die Körnchen im Zellplasma sind wahrscheinlich Pigmentkörnchen.

Fig. 55. Stad. I—II. Phase der Diakinese. Erstes Erscheinen der Ectosomen.

Fig. 56. Stad. I—II. Äquatorialplatte. Die Ectosomen haben noch eine Zunahme erfahren.

Fig. 57a. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Äquatorialplatte einer ersten Furchungsspindel, in dieser sind 22 längsgespaltene Chromosomen zu zählen.

Fig. 57b. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Äquatorialplatte einer Furchungszelle des II-Zellenstadiums. Ebenfalls 22 längsgespaltene Chromosomen.

Fig. 58. Stad. II. Rekonstitution der Tochterdoppelkerne. Auflösung der Ectosomen.

Fig. 59. Stad. II. Die Kerne befinden sich in Ruhe. Von Ectosomen ist nichts mehr zu sehen.

Fig. 60. Stad. IV—VIII. Die Kerne befinden sich im Asterstadium. In der einen Zelle Ectosomen.

Fig. 61. *Cyclops insignis.*

Fig. 61. Ei von *Cyclops insignis*. Stad. II—IV. Die Körnchenzelle ist in der Teilung etwas hinter ihrer Schwesterzelle zurück.

Fig. 62—64. *Cyclops Leuckarti.*

Fig. 62. Stad. II—IV. Asterstadium. In der einen Zelle Ectosomen.

Fig. 63. Stad. IV. Ruhestadium. Ectosomen verschwunden.

Fig. 64. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Urgeschlechtszelle mit Kern. Im Kern ist die chromatische Substanz in zwei getrennte Knäuelfiguren angeordnet, wobei aber die eine eine d i c h t e , die andre eine l o c k e r e Anordnung des Fadenknäuels aufweist.

Fig. 65a—d. *Canthocamptus staphylinus.*

Fig. 65a—d. Einige Zellen vom XVI-Zellenstadium. Pathologische Kernteilungen.

Tafel XXX.

Fig. 66—84. *Diaptomus coeruleus.*

Fig. 66. Stad. I. Annäherung der zwei Vorkerne. Sehr frühes Auftreten der Ectosomen.

Fig. 67. Stad. I. Copulation der Geschlechtskerne.

Fig. 68. Stad. I—II. Diakinese. Auflösung der Ectosomen.

Fig. 69. Stad. I—II. Dicentrische Wanderung der Chromosomen.

Fig. 70. Stad. II—IV. Zweiter Teilungsschritt.

Fig. 71. Stad. IV—VIII. Dritter Teilungsschritt.

Fig. 72. Stad. VIII—XVI. Vierter Teilungsschritt.

Fig. 73. Stad. XVI—XXXII. Fünfter Teilungsschritt.

Fig. 74. Stad. (XXX, *E*, *S*)—(*LX*, *E*, *S*). Anfang des sechsten Teilungsschritts.

Fig. 75a. Stad. (LX, *E*, *S*)—(LX, 2 *E*, *S*). Endphase des sechsten Teilungsschritts.

Fig. 75b. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Furchungskern einer *E*-Zelle vom LXIV-Zellenstadium. Die zwei Schnitte gehören zusammen. 28 Chromosomen.

Fig. 76. Stad. (LX, 2 *E*, *S*)—(CXX, 2 *E*, *S*). Beginn des siebenten Teilungsschritts.

Fig. 77. Stad. (CXX, 2 *E*, *S*)—(CXX, 4 *E*, *S*). Siebenter Teilungsschritt.

Fig. 78a. Stad. (CXXIV, *S*)—(CXXIV, 2 *Ug*). Schluß des siebenten Teilungsakts.

Fig. 78b. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Kern einer *S*-Zelle im diakinetischen Stadium. 28 Chromosomen.

Fig. 79. Stad. (CXXIV, 2 *Ug*). Blastulastadium.

Fig. 80. Stad. (CXXIV, 2 *Ug*)—(CCXLVIII, 2 *Ug*). Achter Teilungsschritt.

Fig. 81. Stad. (CCXLVIII, 2 *Ug*). Der achte Teilungsakt ist abgeschlossen.

Fig. 82. Stad. Längsschnitt durch einen Nauplius; rechts und links vom Darm je eine Urgeschlechtszelle.

Fig. 83a. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Kern der Urgeschlechtszelle im dichten Knäuelstadium.

Fig. 83b. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Kern der Urgeschlechtszelle im diakinetischen Stadium.

Fig. 84. Längsschnitt durch einen Metanauplius. Eine Urgenitalzelle hat sich geteilt, so daß die Gonadenanlage sich jetzt aus drei Zellen zusammensetzt.

Fig. 85. *Diaptomus gracilis.*

Fig. 85. Stad. II—IV.

Fig. 86. *Cyclops viridis.*

Fig. 86. Das Ei wurde mit Kohlensäuregas behandelt; I. Furchungsspindel, vermehrte Produktion von Ectosomen.

Fig. 87—88. *Cyclops fuscus* var. *distinctus.*

Fig. 87. Mit Stickstoffgas behandelt. Zweiter Teilungsschritt, keine Zellgrenzen.

Fig. 88. Mit Stickstoffgas behandelt. Zweiter Teilungsschritt abgeschlossen.

Lebenslauf.

Am 3. Mai 1886 wurde ich in Stuttgart-Gablenberg als Sohn des Hauptlehrers KARL AMMA geboren. Ich besuchte die Kgl. Wilhelms-Realschule in Stuttgart bis zum Jahre 1905. Nachdem ich an dieser Schule die Abiturienten-Prüfung abgelegt hatte, bezog ich im Herbst 1905 die Kgl. Technische Hochschule in Stuttgart, an der ich als ordentlicher Studierender der Mathematik und Naturwissenschaften eingeschrieben war. Im Herbst 1908 verließ ich die Hochschule und bezog die Universität in Tübingen. Hier verblieb ich bis zum Herbst 1909, worauf ich wieder nach Stuttgart zog, wo ich mich jetzt noch aufhalte.

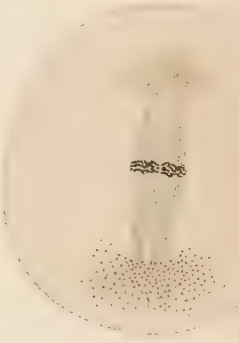
Stuttgart-Gaisburg. Den 19. Nov. 1910.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

1.

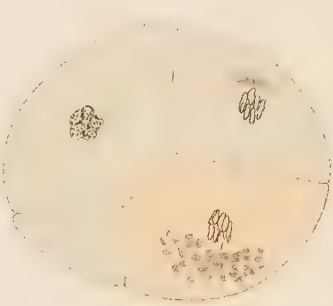
2.

3.

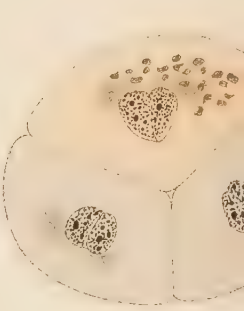


7.

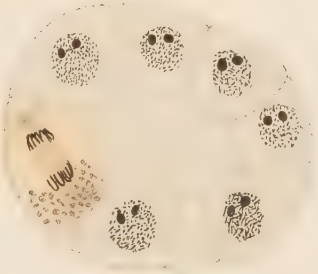
8.



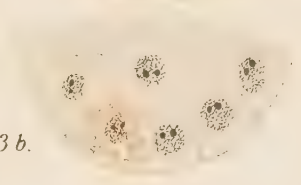
9.



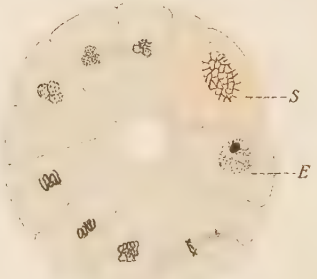
13 a.



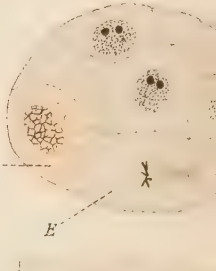
13 b.



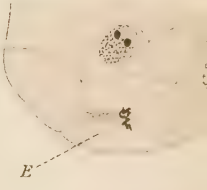
14.



15 a.



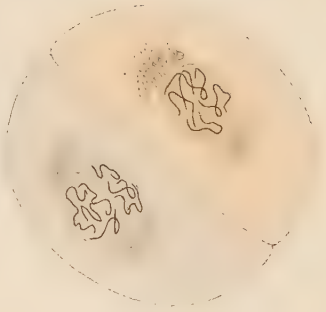
15 b.



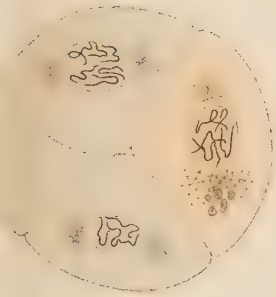
4.

5.

6.

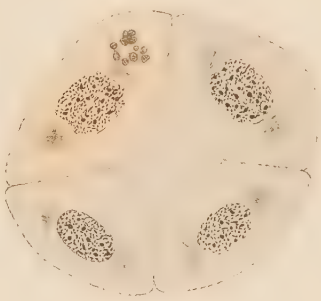


10.

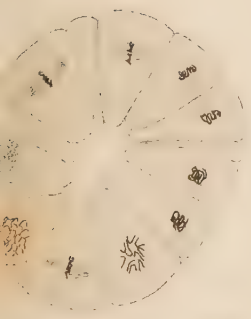


11.

12.

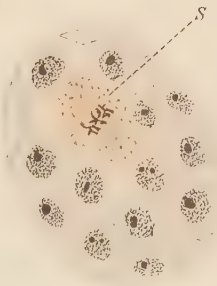


a.



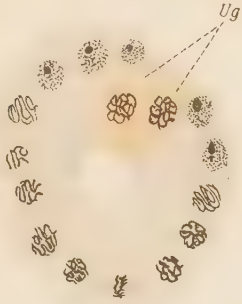
17.

18.

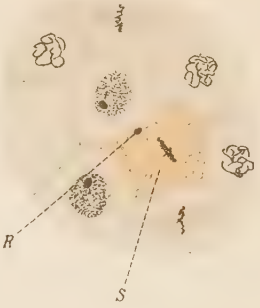


16 b.

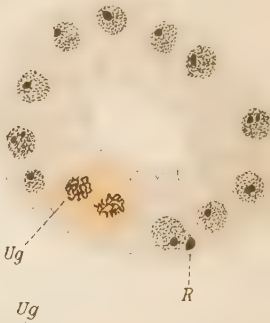
19.



20.

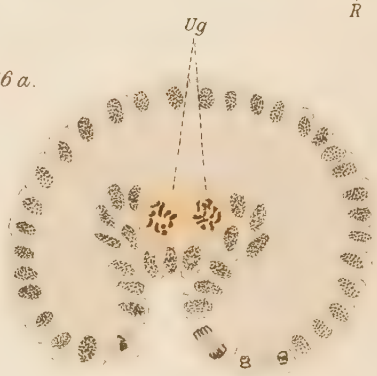


21.



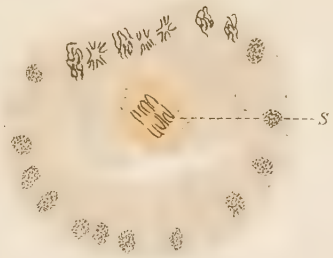
25.

26 a.



33.

31 a.



27 a.

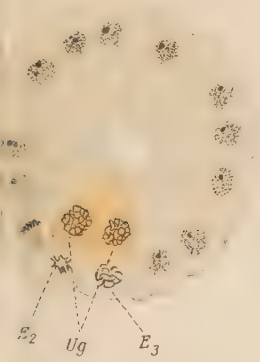
26 b.

32.

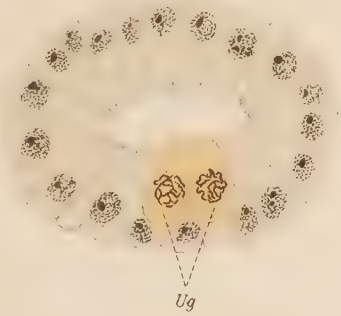
27 b.

31 b

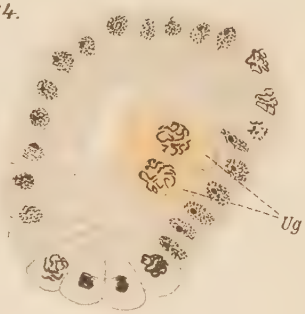
27 c

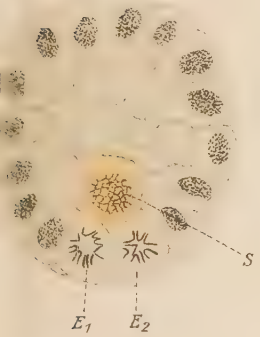


23.

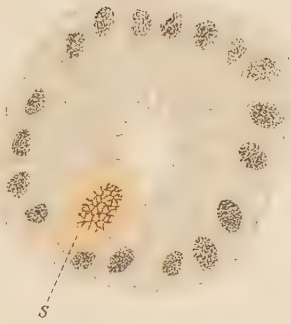


24.

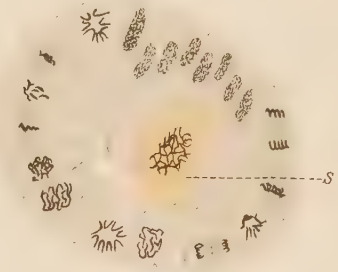




29.

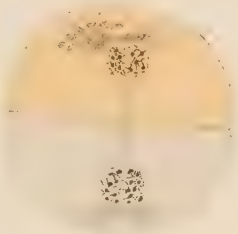


30.



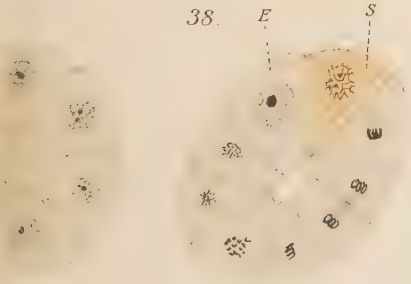
34.

35.

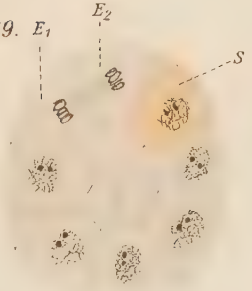


36.

38.



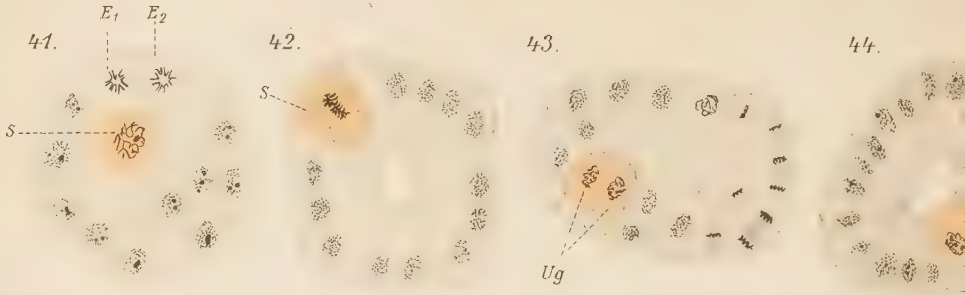
39.



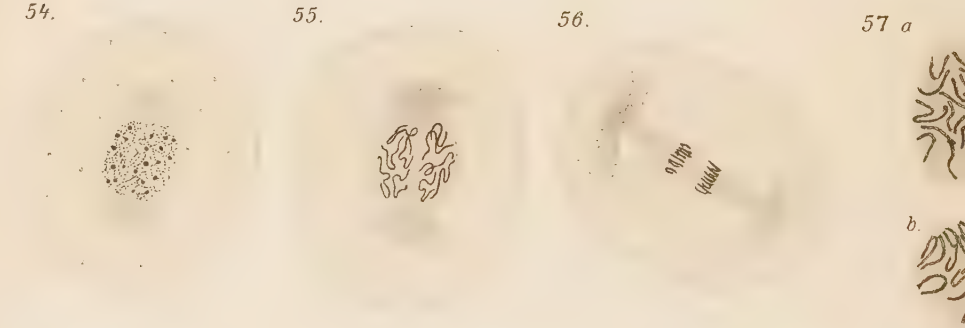
40.

...ann in Leipzig.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.


41.
E_1
E_2
S
42.
S
43.
Ug
44.

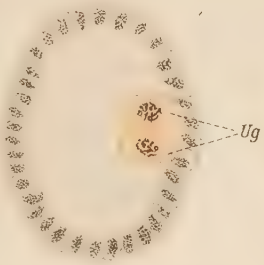
48.
49.
50.


54.
55.
56.
57 a
b.

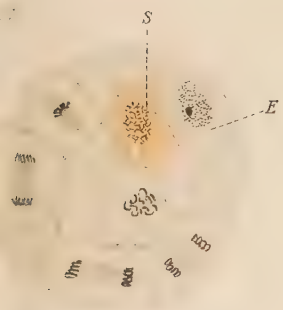
61.
62.
63

45.

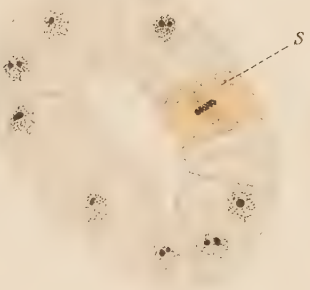
46.



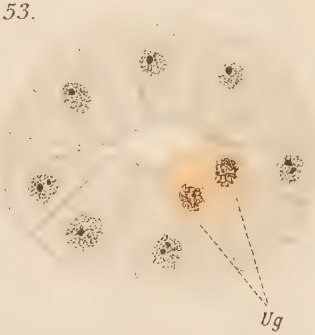
47.



52.

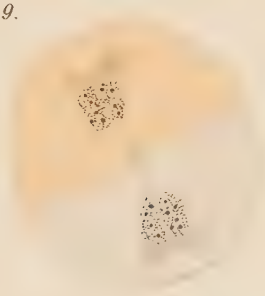


53.



58.

59.



60.

64.

65 a

b

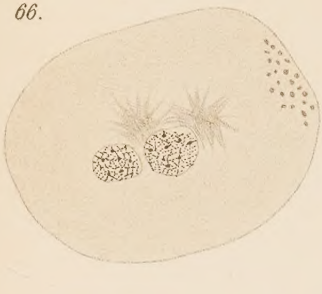
c

d

lmann in Leipzig

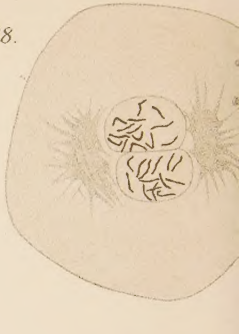
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

66.

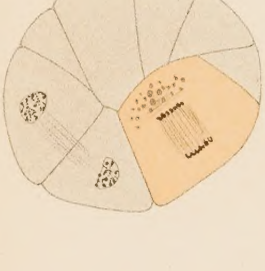


67.

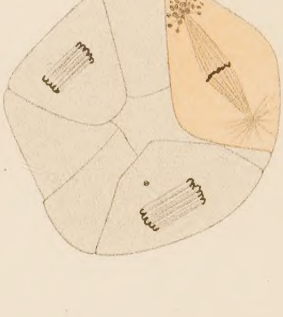
68.



72.



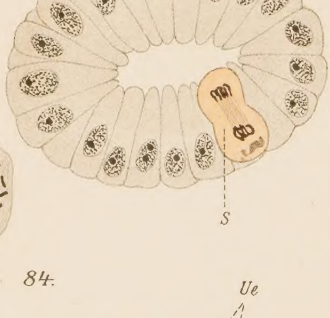
73.



74.

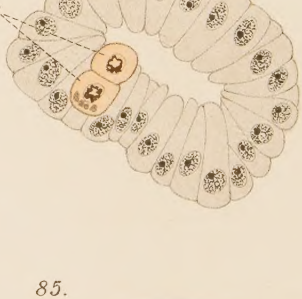
75 a.

78 a.



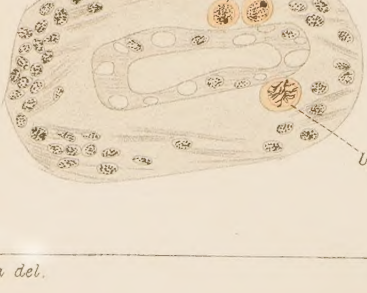
78 b.

79.



80.

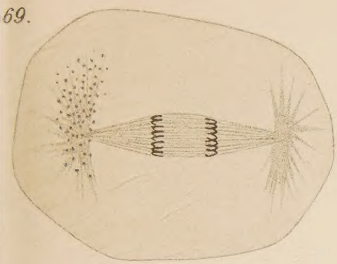
84.



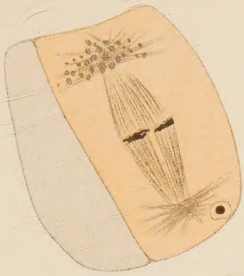
85.

86.

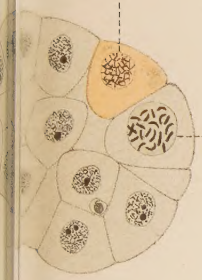
69.



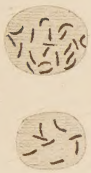
70.



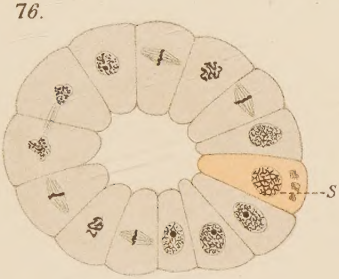
71



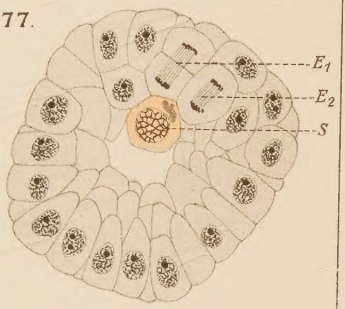
75 b.



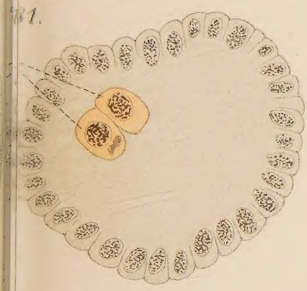
76.



77.



81.



82.

83 a.

83 b.

87.

88.

Imann in Leipzig.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.